ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



NEUNTER BAND

MIT 70 TEXTFIGUREN UND 28 TAFELN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1913

Inhalt des neunten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben am 3. Dezember 1912

Zweites Heft

Ausgegeben am 10. Dezember 1912

Drittes Heft

Ausgegeben am 18. Februar 1913

Viertes Heft

Ausgegeben am 11. März 1913

Eduard Strasburger.

Ein Nachruf von G. Tischler.

I.

Der Herausgeber dieses Archivs bat mich, dem Heimgange Strasburgers ein paar Worte zu widmen, und ich sagte zu, um einer schmerzlichen Pflicht gegenüber meinem unvergeßlichen Lehrer zu genügen. Je mehr ich mich aber in das arbeitsreiche Leben des Entschlafenen versenkte, je mehr ich die Probleme entstehen und verfolgen lernte, die wir jüngeren Cytologen heute diskutieren, desto mehr vertiefte sich meine Aufgabe. Sollte ich versuchen, auch nur notdürftig diesem Vorkämpfer für eine neue Wissenschaft, die der pflanzlichen Zellenlehre, gerecht zu werden, so war damit die Notwendigkeit verbunden, zu zeigen, wie er Schritt für Schritt in ein unbekanntes Gebiet vordrang und wie ihm zahlreiche Irrwege dabei nicht erspart blieben. Das ist das Schicksal aller Pioniere, und die Nachgeborenen vergessen dann später nur zu leicht, welche Mühen die Anlegung der festen Straße kostete, auf der sie selbst so sicher zu schreiten wähnen. Wenn man bedenkt, wie die spröde Materie sich Strasburger nur unendlich langsam erschloß, und was andrerseits von den Tagen seiner ersten Forschertätigkeit an bis heute von ihm und seinen Mitarbeitern geschaffen wurde, so muß auch den Bewunderung vor dem genialen Blick, vor der Ausdauer und Entsagungsfreudigkeit dieses ernsten Mannes erfassen, der oft im einzelnen geneigt war, das exakt Beobachtete und die daran geknüpften Hypothesen und allgemeineren Gedanken im Mißverhältnis zu finden. Strasburger ging so völlig in seinem Wirken auf, daß er schließlich zuweilen seine Person mit seinem Arbeitsgebiet identifizierte. Ein Angriff auf eine seiner Lieblingsideen bedeutete ihm daher einen persönlichen Angriff, und mit kampfbereiter Feder trat noch der alternde Mann, der ein reiches Menschenleben hindurch gekämpft hatte, auf den Plan. Wo ihn gute Gründe überzeugten, da war er indes sofort bereit, seine Vorstellungen fallen zu lassen, zu oft, wie er selbst eingesteht, denn häufig hatte der

Gegner nur das größere Geschick in der Darstellungsweise gehabt und die älteren Beobachtungen STRASBURGERS waren doch die richtigeren gewesen. Wir werden später, z. B. an der Frage nach der Existenz der »Centrosomen« oder dem Wesen der Reduktionsteilung, sehen, wie STRASBURGER, durch andre verleitet, Irrwege einschlug, dann aber, allein oder mit andern zusammen, sich allmählich zu den ursprünglichen Beobachtungen und ähnlichen Deutungen durchrang und damit zu dem, was wir auch heute als Wahrheit ansehen. Dieses Ringen um die Wahrheit kann man bei STRASBURGER so wie bei kaum einem andern Botaniker unsrer Tage verfolgen. Es spielte sich in seinen Schriften in breitester Öffentlichkeit ab, und darum spiegeln alle seine Arbeiten so das unmittelbare Empfinden wieder, das den Verfasser bei ihrer Niederschrift beseelte. Man könnte bei diesem Ringen wohl das biblische »Ich lasse dich nicht, du segnest mich denn« zitieren. Und wieder zum Segen für viele ist STRASBURGER dann selbst geworden. Er war in mancherlei Hinsicht der große Erwecker, der Bahner neuer Wege; unter den Botanikern des 19. Jahrhunderts möchte ich ihn am ehesten mit SCHLEIDEN vergleichen. Das gleiche Temperament, das gleiche Einsetzen der ganzen Persönlichkeit, oft das gleiche Überszielhinausschießen läßt sich konstatieren, andrerseits aber auch die gleiche philosophische und logische Schulung, die es erlaubte, alle Möglichkeiten im gegebenen Falle nebeneinander abzuwägen und allgemeine Gesichtspunkte daran zu schließen.

Neben und mit vielen andern hat STRASBURGER in der Zellenlehre geforscht, von vielen ist er und noch mehr hat er beeinflußt und er sagt selbst, es sei im einzelnen schwer zu sagen, wie eventuelle Prioritätsstreitigkeiten objektiv zu entscheiden wären. Er vermochte immer das lebendige Wissen seiner Zeit weit über sein engeres Arbeitsgebiet hinaus in sich zusammenfassend zu vereinen und »in der Luft liegende« Fragen — ich möchte sagen, intuitiv — zu erfassen. Das war ihm durch die vielen Anknüpfungspunkte in verwandten Gebieten gesichert und das ließ ihn wissenschaftlich jung bleiben, das ließ ihn neue Entdeckungen richtig würdigen, verwerten und in sein eignes Wissen harmonisch einordnen. Bis in sein letztes Lebensalter strömten denn auch aus der ganzen Welt die Jungen zu ihm in sein bescheidenes Laboratorium, oft mit harmlosem Spott die primitive Einrichtung seines Instituts betrachtend und doch alle mit ehrfurchtsvoller Bewunderung für den Mann, der eine neue Disziplin geschaffen und Jahre lang geführt hatte. STRASBURGER arbeitete selbst am liebsten mit solchen, die ihre ersten botanischen Sporen sich schon verdient hatten. Für Anfänger war er nur insoweit der richtige Lehrer, als sich diese rasch in ihn und seine

Ideen fanden; die Fülle seiner Anregungen mußte oft verwirren und sollte schon den Schüler auch zu kritischer Prüfung der Worte des Meisters antreiben. Ohne natürlich eine erschöpfende Liste zu bieten, nenne ich von Schülern STRASBURGERS hier die Deutschen JOHOW, ALFRED FISCHER, SCHENCK, KÖRNICKE, Frau SCHNIEWIND-THIES (†), v. DERSCHAU, den Schreiber dieser Zeilen, W. MAGNUS, MIEHE, H. SCHRÖDER, Frau TOBLER-WOLFF, ROTH, BALLY, CLEMENS MÜLLER; die Amerikaner FAIRCHILD, SWINGLE, OSTERHOUT, HARPER, MOTTIER, SHAW (†), CHAMBERLAIN, CAMPBELL, DAVIS, LLOYD, ALLEN, J. B. OVERTON, PEIRCE, OLIVE, COKER, DUGGAR; die Japaner FUJII und MIYAKE, die Schweden JUEL und ROSENBERG, die Russen LUBIMENKO, LEWITZKI und Frau v. POLOWZOW, den Polen DĚBSKI, die Belgier MARCHAL und BERGHS; den Holländer STOMPS; den Franzosen GATIN, die Serben KATIC und GEORGEVITCH, den Kroaten FORENBACHER, den Griechen LAKON. Und naturgemäß standen auch die Dozenten der Botanik an der Bonner Universität, die neben ihm lehrten, unter seinem Einfluß. Es waren dies außer den eben genannten JOHOW, SCHENCK, KÖRNICKE, H. SCHRÖDER und BALLY noch SCHMITZ (†), SCHIMPER (†), NOLL (†), KARSTEN, H. FISCHER, BENECKE und KÜSTER.

Es war STRASBURGER vergönnt, sich selbst und sein Lebenswerk im Rahmen seiner Zeit historisch zu betrachten (74)[1]. Er hat diese Aufgabe in wunderbarer Objektivität gelöst und sich selbst am wenigsten dabei geschont. Ganz gegen das Ende seines Lebens entschloß er sich noch, für HINNEBERGS »Kultur der Gegenwart« die Gesamt-Botanik zu bearbeiten. Damit war ihm eine Gelegenheit geboten, von einer noch höheren Warte aus sein und seiner Zeitgenossen Weiterbauen an der »scientia amabilis« zu charakterisieren. Wie viel davon fertig gestellt ist, weiß ich nicht; im Dezember 1910 schrieb er mir noch einmal, daß er »täglich 8 Stunden « für dieses Unternehmen schaffe. Und wenn er auch hinzufügte: »In meinem Alter tät ich besser, solche Streiche zu unterlassen«, so möchte ich im Gegenteil betonen, daß wenige Forscher so wie er geeignet waren, dieser Mühe sich mit Erfolg für die gebildete Welt unsrer Zeit zu unterziehen. Er hat den Druck dieses Werkes nicht mehr erlebt —.

Darf ich noch Persönliches in diesem Zusammenhange bringen, so möchte ich hier erwähnen, wie er in einem »Colloquium« im Jahre 1899 seiner wissenschaftlichen Tätigkeit historisch gedachte. Es war ein stilles Jubiläum seiner Mitarbeit an der pflanzlichen Zellenlehre. Und

---

[1] Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf das am Schluß abgedruckte Literaturverzeichnis.

er sprach damals zu uns, seinen Doctoranden, von all den Schwierigkeiten, die er namentlich zu Beginn seines Arbeitens hatte, er sprach davon, wie selbst einige botanische »Autoritäten« der damaligen Zeit sich überaus skeptisch zu der von ihm angewendeten Methodik stellten und nur am lebenden Objekt Beobachtetes gelten lassen wollten. Er führte aus, wie dann die Vervollkommnung der Technik des Fixierens, Einbettens, Schneidens und Färbens des Materials es überhaupt erst im Laufe der Jahre erlaubte, die Probleme zu formulieren, die wir heute als Grundlage benutzen, so die Bedeutung der Zellkerne für die Vererbungsfragen, die Wichtigkeit der Chromosomen, ihre Individualität, Spaltung, Reduktion und Verschmelzung. Und zum Schluß sagte er uns, wie all diese Summe von Arbeit und Mühe, die bei der Erforschung hier aufgewandt wäre, eines Tages vergessen sei. Entweder wären die Tatsachen Allgemeingut geworden, und dann spräche man nicht mehr von den ersten Entdeckern — oder die Beobachtungen wären modifiziert und »überholt«, und dann zitierte man nur noch die Irrtümer. Wie sehr müsse doch der Naturforscher lernen, persönlich Entsagung zu üben im Gegensatz etwa zum Philosophen, dessen Lehrgebäude, auch wenn es »irrig« sei, doch als Ganzes, als »Kunstgebäude« fortlebe und den Erbauer unsterblich zu machen vermöge!

Und ich sehe Strasburger wieder vor mir auf dem Katheder, wie er allgemeinere Themata philosophischen und naturwissenschaftlichen Inhalts behandelte. Ich höre ihn wieder »über die Dauer des Lebens« sprechen (auch veröffentlicht 98) mit seiner anfangs leisen, oft ein wenig stockenden Sprechweise und dem harten slavischen Akzent, wie er die Sätze langsam abwog, die doch durch ihre Plastik und ihren Bilderreichtum überraschten, und dann, wenn das Thema ihn fortzureißen begann, wie er sich gelegentlich fast überhastete, wie die Worte und Gedanken nun in Fülle hervorquollen und den Hörer in den Bann zwangen. Kaum wieder habe ich ein Auditorium kennen gelernt, das so voll Andacht dem Vortragenden lauschte und so den persönlichen Konnex mit diesem fühlte. Ich glaube, solche Momente waren auch ihm »Feiertagsstunden«.

Dann wieder sehe ich ihn vor mir, wie er zu uns Praktikanten täglich zur gleichen Stunde ins Laboratorium trat, wie er von Platz zu Platz ging, fast unhörbar, leicht vornübergebeugt und sich von jedem die Präparate des letzten Tages zeigen ließ, wie er prüfend, kritisch, schweigsam, selten lobend, aber immer interessiert, auf das Einzelne einging.

Für seine Studenten zunächst hat er — um das gleich hier vorwegzunehmen, auch die großartige Zusammenfassung in seinem »Botanischen

Praktikum« (91, 92) gegeben, um die uns verwandte Disziplinen beneiden. Hier ist es besonders wunderbar zu sehen, wie STRASBURGER auch bezüglich der Einzelheiten auf dem Laufenden blieb. Das gilt ebenso für das Lehrbuch (93), das er (1894 zum ersten Male) zusammen mit NOLL, SCHENCK und SCHIMPER, später nach dem Tode zweier Verfasser mit JOST, SCHENCK und KARSTEN herausgab. Das Buch ist wohl so allgemein bekannt, daß ich kein weiteres Wort darüber zu verlieren brauche. Für die allgemeine Verbreitung spricht am besten die Tatsache, daß alle 1—2 Jahre eine neue, nicht klein bemessene Auflage notwendig wurde und daß man es ins Russische, Englische, Italienische, Japanische und Böhmische übersetzte.

Bevor wir zu einer kritischen Betrachtung von STRASBURGERS wissenschaftlichen Arbeiten übergehen, mögen ein paar Worte über seinen äußeren Lebensgang angebracht sein. Ich verdanke die Notizen seinem Sohn Herrn Professor JULIUS STRASBURGER in Breslau, ferner Herrn Geheimrat SCHENCK-Darmstadt, Herrn Prof. KÖRNICKE-Bonn sowie den Universitäts-Sekretariaten in Jena und Bonn — und ich möchte auch an dieser Stelle noch für die Mitteilungen meinen herzlichsten Dank sagen. —

EDUARD ADOLF STRASBURGER wurde am 1. Februar 1844 als ältester Sohn des Kaufmanns Eduard Gottlieb Strasburger in Warschau und seiner Ehefrau Anna Karoline, geb. v. Schütz geboren. Väterlicherwie mütterlicherseits stammte die Familie aus Sachsen und war mit den sächsischen Königen nach Polen gelangt. Zusammen mit vier Brüdern, deren einer ihm im Tode vorausgegangen ist, und einer Schwester wuchs er in Warschau auf, er besuchte das Gymnasium seiner Vaterstadt, bestand dort sein Abiturientenexamen und ging als 18jähriger im Jahre 1862 nach Paris, um 2 Jahre an der Sorbonne Vorlesungen zu hören. Dann setzte er seine Studien in Jena (Ostern 64—65), Bonn (S. S. 65) und wiederum Jena (W.-S. 65/66) fort und promovierte unter PRINGSHEIM am 17. Februar 1866 mit dem Prädikat »summa cum laude« zum Doctor der Philosophie. Seine Dissertation ist nie gedruckt worden; sie hatte den Titel: »Asplenium bulbiferum, ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Farnblattes mit besonderer Berücksichtigung der Spaltöffnungen und des Chlorophylls«. Im Frühjahre 1867 habilitierte er sich als Privatdozent[1]) an der Universität in Warschau und wurde schon

---

[1]) Dies Datum findet sich in STRASBURGERS eigenhändig geschriebenem Lebenslauf, den ich von der Bonner Universität erhielt. Die meisten Angaben besagten, daß STR. erst 1868 die venia erwarb.

2 Jahre später (am 2. April 1869) als Extraordinarius und Direktor des botanischen Gartens nach Jena berufen. Am 14. Oktober 1871 erhielt er eine ordentliche Professur an der gleichen Universität und er verwaltete diese bis zum Ende des Jahres 1880/81. Er siedelte dann als Nachfolger v. Hansteins nach Bonn über und blieb hier an der rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität bis zu seinem Tode, über 31 Jahre lang, in stiller, ernster, sein ganzes Leben absorbierender Arbeit. Nur einmal — von 1891—1892 — mußte er öffentlich hervortreten, als er das Rektorat in Bonn bekleidete.

In der Frühe des 19. Mai 1912 verschied er unerwartet an einem Schlaganfall, ohne vorher eigentlich krank gewesen zu sein, nur hatten ihm Herz- und Atembeschwerden in den letzten Jahren öfters zu schaffen gemacht.

Strasburger war seit dem 1. März 1870 verheiratet mit Alexandrine geb. Wertheim aus Warschau, einer sehr bedeutenden, namentlich musikalisch hochbegabten Frau. Sie starb am 26. November 1902, nachdem sie die letzten Jahre ihres Lebens an einem schweren Nervenleiden gekrankt hatte. Aus der Ehe waren zwei Kinder hervorgegangen: Anna Strasburger, vermählt mit Oberstabsarzt Dr. Bernhard v. Tobold in Berlin und Prof. Dr. Julius Strasburger in Breslau, vermählt mit Maria Edith geb. Nothnagel. —

Der Ehrungen, die Strasburger in seinem Leben erfahren hat, waren, wie es bei einem Manne von seiner Bedeutung nicht wunder nimmt, ungewöhnliche und viele. So benannte Baillon (in Adansonia XI, S. 372) eine Pflanzengattung nach ihm *Strasburgeria*, die anfangs bei den Ternstroemiaceen untergebracht, im Engler-Prantl zu den Ochnaceen gestellt ist und von van Tieghem dann zum Typus einer besonderen Familie, der Strasburgeriaceen, gemacht wurde. (Nach Gilg und Schlechter ist sie indes eine typische Saxifragacee und kann hier nur als Typus einer Unterfamilie: der Strasburgerioideen gelten.) — Im Jahre 1887 wurde Strasburger Ehrendoktor der Medizin von der Universität Göttingen, 1894 Dr. jur. hon. von Oxford, 1901 desgleichen von Connecticut, 1903 desgleichen von Chicago, 1909 Dr. scient. hon. von Brüssel. Außerdem war Strasburger Mitglied der meisten Akademien, so u. a. der Königl. Preuß. Akademie der Wissenschaften in Berlin, der Bayerischen Akademie in München, der Royal Society in London, der Académie des sciences in Paris, der American Academy of arts and sciences in Boston, der Royal Irish Academy in Dublin, der Accademia dei Lincei in Rom, der Akademie der Wissenschaften in Turin, der königl. belgischen, der

kgl. niederländischen, der kgl. dänischen Akademie, der National Academy of sciences U.S.A., der Akademie der Wissenschaften in Christiania. Sehr erfreut hat es ihn auch, als er am 1. Juli 1908 bei der Gedächtnisfeier zu Ehren Darwins und Wallaces von der Linnean Society zu London die Darwin-Wallace-Medaille erhielt. Als letzte Ehrung erwähne ich noch, daß er von der kgl. preußischen Regierung schon im Jahre 1887 zum Geheimen Regierungsrat ernannt war.

— So arbeitsam und so völlig seiner Wissenschaft ergeben Strasburger auch »während des Semesters« war, so sehr konnte er indes die »Ferien«-Monate genießen. Er hatte sich noch im Alter eine beneidenswerte Frische bewahrt, die ihm erlaubte, die Natur in ihrer Schönheit so zu erfassen, wie ein junger Student, der zum ersten Mal ins Leben tritt. Man lese seine köstlichen Schilderungen von der Riviera (94, 95), von den Höhen der Alpen (96) oder der Hohen Tatra (97) und man wird noch beim Lesen mitgerissen von dem Zauber der Stimmung, die der Verfasser erlebte und die es ihm vergönnt war, im Worte festzuhalten. Die Landschaft belebt sich uns, die alten Zeiten werden lebendig, Geschichte und Natur wirken zusammen, um uns die Eigenart jedes Landstriches besonders hervortreten zu lassen.

Größere Reisen hat Strasburger dabei nicht ausgeführt; über Ägypten und Algier ist er nie im Leben hinausgekommen. Aber seine Sehnsucht nach den Tropen war noch im Alter so lebendig wie sie es in der Jugend gewesen und wehmütig stimmen die Worte, die der 64jährige einst an mich richtete, während ich in Java weilte: »Wie beneide ich Sie, daß Sie in den Herrlichkeiten der Tropenwelt schwelgen können. Wie leicht wird so etwas jetzt den jüngeren Kollegen gemacht! In meiner Jugend war solche Reise ein Ereignis. Ich selbst seit meinem 26. Jahre durch amtliche Stellung gebunden, konnte zudem nicht daran denken, mich für hinreichend lange Zeit freizumachen. Später war ich durch Familiensorgen ans Haus gebannt; — und jetzt ist es zu spät!«

II.

Ich würde den zulässigen Raum weit überschreiten, wenn ich im nachfolgenden die Publikationen Strasburgers einzeln ausführlich durchgehen wollte. Hier muß das — wie ich hoffe — nahezu vollständige Literaturverzeichnis mithelfen, alle, die über die einzelnen Fragen Bescheid haben wollen, den Weg an die Quellen selbst zu führen.

Die Arbeiten (1—16) bis zum Jahre 1874 gehören wohl unzweifelhaft einer besonderen Periode seines Schaffens an. Abgesehen von der aller-

ersten drehen sich sämtliche um die Befruchtung bei den höheren Pflanzen, speziell den Moosen, Farnen und Gymnospermen. Und bei den Versuchen, die hier erlangten Resultate dann im Sinne HOFMEISTERS und DARWINS für phylogenetische Zwecke zu verwerten, kam STRASBURGER ganz von selbst auch auf die Morphologie und Anatomie der ganzen Pflanzen zu sprechen.

In seiner ersten, in »PRINGSHEIMS Jahrbüchern« erschienenen Arbeit (1), welche ihm als Habilitationsschrift diente und die auch die Resultate seiner ungedruckt gebliebenen Dissertation mit enthält, stellte STRASBURGER verschiedene Spaltöffnungstypen auf und suchte sie, vor allem bei den Farnen, mit einander zu verknüpfen. Wie weit das damalige Wissen noch von dem unsern entfernt war, zeigt wohl am besten der uns jetzt absolut selbstverständliche Satz: »Das allgemeinste Ergebnis wäre: die Spaltöffnungen gehören der Oberhaut, sie sind ein Teilungsprodukt gewöhnlicher Oberhautzellen«. Besonders erwähnt sei der eigenartige Aneimia-Spaltöffnungs-Typ, bei dem die beiden Schließzellen ganz von ihrer Mutterzelle umschlossen werden. STRASBURGER zeigte, welch hübsche Übergänge bei andern Farnen nach dieser Richtung hin vorhanden sind und gerade sie liebte er später in seinem Colleg uns noch genau zu reproduzieren. Seine Abbildungen waren schon damals mustergültig und so, daß sie sich noch ohne weiteres heute benutzen lassen. Ebenso »modern« muten aber auch viele der weit schwieriger zu zeichnenden Figuren aus seinen Untersuchungen über die Geschlechtsorgane und Befruchtung an. Dabei muß man bedenken, daß hierzu alle Schnitte mit dem Rasiermesser angefertigt waren. Manche Details gegenüber HOFMEISTER wurden verbessert und der anatomische Bau der Sexualorgane so genau und richtig verfolgt wie von keinem vor ihm. Auch er vermochte sich aber noch nicht, z. B. bei den Gymnospermen, anfangs von dem Irrtum zu befreien, daß die Centralzelle des Archegons, deren Eizell-Natur er richtig einschätzte, zuweilen keinen Kern zu besitzen brauche (6), er glaubte hier an die »freie Kernbildung« nach der Befruchtung. Die HOFMEISTERsche Annahme, daß in der unbefruchteten Eizelle sich zeitweise gegen hundert freie Kerne bilden könnten, wies er als unmöglich zurück und klärte die Erscheinungen auf, die den genialen Forscher hier genarrt hatten. — Uns ist die Vorstellung heute geläufig, daß die Spermatozoen chemotaktisch von den Archegonien angezogen werden, damals war es schon viel, als STRASBURGER darauf aufmerksam machte, daß von diesen allgemein ein Schleim ausgeschieden würde, der specifisch auf die ♂ Gameten wirke (2, 4, 5), und daß die Vereinigung der Geschlechtszellen nicht dem »Zufall« überlassen sei. Das

Wort »specifisch« bedeutete STRASBURGER dabei noch sichtlich andres, als es uns besagen würde; denn wir hören (3), daß auch ganz andre Dinge wie Zoosporen von *Saprolegnia* und Vibrionen von dem »Schleim« angezogen würden. — Von großer Objektivität der Beobachtung zeigt es weiterhin, daß STRASBURGER zwar für die Farne bestimmt behauptete, daß ein Spermatozoon zur Befruchtung genüge, daß aber für *Marchantia* die Frage noch offen bleiben müsse (5, S. 418). Denn er konnte eben das letztere nicht mit seinen optischen Hilfsmitteln entscheiden und war zu vorsichtig, um ohne weiteres von dem einen auf das andre zu schließen, wenn es uns auch heute nicht anders möglich gedünkt hätte.

Ferner wies STRASBURGER nach, daß bei den Gymnospermen ebenso wie bei den »Cryptogamen« ein besonderer Flüssigkeitstropfen aus der Mikropyle ausgeschieden würde, der dann hier die Pollenschläuche anlocke (7), er sieht, daß außerdem besondere Formen der Zuleitungsgewebe, entweder für alle Samenanlagen zusammen (Cupressineen) oder für jede einzeln (Abietineen) vorhanden seien, während z. B. *Taxus* hierin das primitivste Verhalten zeige, wonach jegliche specifischen Gewebe fehlen. Auch bemerkte STRASBURGER, wie der bei den Angiospermen als »Blüte« so schön entwickelte »Schauapparat« in den ersten Anfängen noch ohne den Zweck der Insektenanlockung schon vorhanden sein könne wie bei den Arillargebilden von *Taxus*, wo die rote Färbung durch »erhöhte Lebensprozesse« hervorgerufen sei. Diese Potenz wäre dann später nach besonderen Richtungen hin fixiert worden. — Bei den feineren Untersuchungen über die Anatomie der Archegonien (6) stellte STRASBURGER allgemein die Existenz der Bauchkanalzellen auch für die Gymnospermen sicher, nur fand er, daß sie zuweilen schon früh degenerieren können. Er homologisierte sie aber noch unrichtig mit dem »Fadenapparat« der Synergiden bei den Angiospermen. Und ebenso war seine Deutung der beiden Kerne im Pollenkorn der Gymnospermen falsch, sah er doch die heutige »generative« Zelle als vegetativ an und den »vegetativen« Pollenschlauchkern als den generativen.

Das erste größere Buch STRASBURGERS (8) über die Coniferen und Gnetaceen atmet nun von der ersten Seite an den Geist der neuen Zeit (S. III): »Durch die Descendenztheorie sind der heutigen Forschung ganz neue Ziele gesteckt worden; die vergleichende Untersuchung hat eine phylogenetische Bedeutung gewonnen: sie wird das Mittel, die wirklichen Verwandtschaften der organisierten Wesen festzustellen, und das natürliche System, das als abstrakte Vorstellung dem früheren Forscher vorgeschwebt, gewinnt durch dieselbe eine reale Grundlage: es ist der natürliche Stammbaum der Organismen.« Und ferner lesen wir (S. 397):

»Der strenge Empiriker verlangt freilich überall das Experiment und die Kontinuität, allein wie würde unsre Wissenschaft aussehen, wenn wir auf das allein angewiesen wären, was sich experimentell vorführen und kontinuierlich verfolgen läßt«. Aus diesem Geist heraus ist also das Buch geschrieben. STRASBURGER erkannte, daß unter den Gymnospermen speziell die Gnetaceen mit die interessanteste Klasse sind und daß die Archegonien von *Welwitschia* sich der Eizelle der Angiospermen bereits bedeutend genähert haben (S. 96). Mit großem Geschick führt uns STRASBURGER auch die ältere Literatur über die Deutung der Gymnospermen-Blütenstände historisch vor und stellt diesen dann die eigne Ansicht gegenüber. Freilich irrte auch er noch, wollte er doch selbst das Wort »Gymnosperm« nicht gelten lassen, weil die Coniferen- und Gnetaceenblüte einen Fruchtknoten bedeute, der eine nackte Samenanlage umschließe. Was wir heute als Integumente ansehen, waren ihm also umgewandelte Carpelle. Er hielt diese Deutung auch noch in einer kleinen polemischen Abhandlung gegenüber EICHLER (12) aufrecht, überzeugte sich aber später selbst von der Unhaltbarkeit seiner Vorstellungen (24). — In seinem Coniferen-Buch sagt STRASBURGER nun bereits ganz klar (S. 278), daß in jeder Eizelle der Kern persistieren müsse und tut somit den ersten Schritt auf dem Wege, der bis zu dem von ihm später verteidigten Satze führte, daß das Wesen der Kopulation in der Vereinigung der beiden elterlichen Gametenkerne beruhe. Man sieht auch hier, jeder kleine Schritt bedeutet eine wichtige Entdeckung und kann noch begleitet sein von kleinen Unrichtigkeiten, wie in diesem Falle, wo nach der Befruchtung eine simultane Vierteilung im jungen Proembryo einsetzen sollte. Sonst wäre noch darauf aufmerksam zu machen, daß STRASBURGER auch die Keimung und das Wachstum des jungen Stammes und der Wurzel verfolgte und phylogenetisch wertete; hieran schließt sich weiter eine kleine Polemik mit REINKE (9). Scheinbar so abweichende Coniferengattungen wie *Sciadopitys* und *Phyllocladus* werden noch gesondert behandelt (11), die Forschungen darüber aber schon in sein Buch aufgenommen.

Die nächste größere Publikation gilt *Azolla* (13), einer damals in Europa kaum bekannten Hydropteride. Ein wenig Alkoholmaterial und ein paar getrocknete Pflanzen waren alles, was STRASBURGER zur Verfügung stand. Und daraus hat er eine in allem Wesentlichen noch heute mustergültige, 86 Seiten starke und mit 7 Tafeln geschmückte Monographie geschaffen. Schon hier finden wir besonders hingewiesen auf die sonderbaren »Massulae« der Mikrosporangien mit ihren Glochiden, die später so bedeutungsvoll für die Frage nach dem Wachstum der

Zellhäute und dem Abscheidungsprozeß der Cellulose aus dem Plasma werden sollten.

Zwei kleinere Arbeiten über die Lycopodiaceen (14) und einen fossilen Farn (15) gaben ihm sodann noch Gelegenheit, auch weiter in Hofmeisters Bahnen wandelnd, sich in den »den Coniferen benachbarten Gebieten« umzusehen. Und die Übernahme der Sammelreferate über alle Gymnospermen-Publikationen für Justs Botanischen Jahresbericht (90 a—c) ließen ihn dauernd mit der Gesamtliteratur auf diesem Gebiet die nötige Fühlung wahren.

Alle seine bisherigen Erfahrungen benutzte er für seine Antrittsvorlesung als ordentlicher Professor an der Universität Jena, die er merkwürdigerweise erst 2 Jahre nach seiner Ernennung abhielt[1]). Hier finden wir gleich zu Anfang eine Art Bekenntnis ausgesprochen, wenn wir die Worte hören: »Ja, ich darf es wohl sagen, daß ich in geistiger Beziehung Jena angehöre, wo ich als Schüler die erste Anregung zu höherer, allgemeiner Auffassung der wissenschaftlichen Aufgaben erhielt und wo es mir dann auch vergönnt war, als Lehrer die ersten, wichtigeren Schritte auf selbständig erforschtem Gebiete zu tun.« Und dann setzt er sich rückhaltslos für die Bedeutung der Descendenzlehre ein, aber schon damals scheidet er scharf von dieser die Selektionstheorie, die keine notwendige Voraussetzung für sie wäre. Das Bewußtsein, die Descendenzlehre auch für philosophische Systeme verwerten zu können — und hier finden wir sofort wieder die Bezugnahme aufs Große, Ganze unsres Wissens — (S. 9): »ist es auch, das uns zu immer neuer Tätigkeit begeistert und wenn wir Wochen und Monate der mühsamsten Erforschung einer einzelnen, scheinbar noch so untergeordneten Tatsache opfern müssen, so regt uns doch ununterbrochen der Gedanke an: es handle sich hier um die Fundamente, auf denen der höchste Bau sich aufzurichten habe, gelte es daher dieselbe fest und bis in die kleinsten Teile hinein gleich sicher zu legen. Und voran leuchtet uns der Goethesche Wahlspruch:

»Willst du ins Unendliche schreiten,
Geh im Endlichen nach allen Seiten!«.

Damit endet in Strasburgers wissenschaftlichem Schaffen die erste Periode, er selbst hat uns dieses Jahr als Grenzstein seiner Jugendarbeiten gesetzt. Es beginnt der Ausbau der Zellenlehre, der Stras-

[1]) In den Jenenser Fakultätsakten findet sich darüber der Satz: »Eduardus Strasburger, munus professoris ordinarii a serenissimis nutritoribus anno LXXI sibi demandatum, die II mensis Augusti a. LXXIII rite auspicatus est«.

burger dann sein Leben lang treugeblieben ist. Nicht einseitig hat er nur noch cytologische Probleme verfolgt; wir werden sehen, wie auch anatomische, physiologische und rein morphologische Studien immer wieder von Zeit zu Zeit dem Forscher jene Abwechslung in der Arbeitsrichtung geben, die jeder dringend bedarf, wenn er nicht verknöchern will. Aber es besteht kein Zweifel, daß er von 1874 bis zu seinem Tode den Ausbau der Cytologie als seine eigentliche Lebensarbeit erkannt hatte. In den Progressus rei botanicae (74) hat er selbst sein wissenschaftliches Werden geschildert. Wir sprachen davon ja bereits oben und wir werden diese »autobiographischen« Notizen in der Folge viel benutzen, aber es sei doch gesagt, daß man sich aus ihnen noch keine reine Vorstellung von Strasburgers vielseitiger cytologischer Tätigkeit machen kann, da in dem Bericht viele Fragen, z. B. die, welche die Ausgestaltung der Zellwand, oder die, welche die Befruchtung betreffen, kaum gestreift sind.

Strasburger war gerade 30 Jahre alt, als er seine Zellstudien begann, darauf hingelenkt durch die Bilder, die er in der Eizelle und dem jungen Embryo der Gymnospermen zuvor beobachtet hatte. Ein eigentümlicher Zufall will es, daß unverkennbare Abschnitte seiner weiteren Tätigkeit auch wieder mit der Vollendung seines 40., 50. und 60. Jahres zusammenfallen. Denn es war 1884, als die Bedeutung der Kerne für die Vererbung ganz klar erkannt war (32) und der Modus der Chromosomenlängsspaltung für die Wichtigkeit des Chromatins hierbei verwertet werden konnte (33); es war 1894, als der Vortrag über die periodische Reduktion der Chromosomen erschien (51, 52), in dem der Grundgedanke zu dem in der verschiedenen Chromosomenzahl beruhenden »Generationswechsel« ausgesprochen war; es war endlich 1904 (68), als Strasburger nach längerem Widerstreben das theoretische Postulat einer »Reduktionsteilung« zugab und die Beweise dafür in der Eigenart der »heterotypen« Teilung zu erbringen versuchte. Und ich meine, diese an die genannten Arbeiten anknüpfenden Gedankenreihen sind für die Entwicklung der Zellenlehre die fruchtbarsten gewesen. Er ist, wie er in den Progressus so überaus ehrlich zugibt, dabei überall von Forschern aus verwandten Gebieten wie aus dem eignen beeinflußt worden: von den Gebrüdern Hertwig und Bütschli, von Flemming und Roux, von E. Overton, Grégoire, Farmer und noch andern. Aber auch jene verdanken ihm vieles, auch sie lernten durch die Anregungen des Bonner Forschers ihre Probleme noch mehr zu präzisieren und in den gegenseitigen Differenzpunkten zu festigen. Und es scheint mir kein Zufall zu sein, daß immer gerade Strasburger es war, der das »lebendige Band« zwischen den Einzeldisziplinen und Einzelschulen zu knüpfen verstand!

Als STRASBURGER 1874 seine Zellstudien begann, da herrschten für das Tier- und Pflanzenreich noch ganz verschiedene Vorstellungen über Zell- und Kernbildung. Für die pflanzliche Zelle galt HOFMEISTERS Dictum, daß die Kerne sich frei bilden sollten, nachdem der Mutterkern aufgelöst sei, die Zoologen waren zwar auf dem richtigen Wege, aber auch noch weit von der Wahrheit entfernt. Gleichzeitig mit BÜTSCHLI, aber unabhängig von ihm, entdeckte und beschrieb STRASBURGER nun die mitotische Kernteilung, denn was vorher gelegentlich an Mitosen gesehen war, das blieb ohne allen Zusammenhang und hatte keine richtige Deutung erfahren. Sehr interessant ist es für uns heutige, die Worte zu lesen, mit denen STRASBURGER seine Entdeckung beschreibt (17, S. 210/11): »Der Zellkern vergrößert sich zunächst, dann bildet sich ein Gegensatz zwischen zwei opponierten Stellen seiner Oberfläche aus. Dieselben flachen sich ab, treten in Wechselwirkung und beginnen sich abzustoßen, so zwar, daß der ganze Zellkern in die Länge gezogen wird und spindelförmige Gestalt erhält. Die Substanzteilchen seiner Masse nehmen eine senkrechte Lagerung zu diesen beiden Polen an, was zur Folge hat, daß der ganze Zellkern in seinem Innern streifig differenziert erscheint und daß die Streifen in kontinuierlichen Linien von einem Pole zum andern verlaufen, um so stärkere Kurven beschreibend, je mehr sie sich von einer idealen, die Mittelpunkte der beiden Pole verbindenden Linie seitlich entfernen. Eine von den beiden Polen abgestoßene Substanz sammelt sich zu einer Platte im Äquator der Fäden an. Diese Kernplatte ist selten kontinuierlich, besteht vielmehr meist aus einer Schicht getrennter Stäbchen oder Körner« (also unsre heutigen Chromosomen!). »Diese Veränderungen im Innern des Zellkernes haben auch eine Veränderung in der Lagerung der denselben umgebenden Strahlen des körnigen Protoplasmas zur Folge, wie das an tierischen Eiern besonders deutlich zu sehen war. Die ursprüngliche Anordnung schwindet, während eine neue radial zu den neuen Polen des Zellkerns sich geltend zu machen beginnt . . . Wie wir aber weiterhin beobachtet, vollzieht sich die Trennung der beiden Kernhälften innerhalb der Kernplatte, die sich gleichsam spaltet, so zwar, daß ihre zueinander parallelen Seitenflächen auseinander zu weichen beginnen, während ein medianer Teil der Platte zu fadenförmigen Strängen ausgedehnt wird. Es ist, als wenn unter dem Einfluß der beiden Pole auch der Kernplatte eine Polarität induziert würde und nun ihre beiden Seitenflächen sich von einander abstoßen möchten«.

Daneben glaubt STRASBURGER indes noch, daß sich unter Umständen auch Kerne ganz de novo bilden können, er ist sich also noch nicht über den alleinigen Modus der Kernentstehung aus andern Kernen klar.

Ja für Pilze und Algen (*Cladophora*, *Vaucheria*) meint er sogar, daß überhaupt keine Kerne existieren. Für diese »kernlosen Zellen« postuliert er trotzdem die Existenz zweier »Attraktionscentra« (S. 224), die vielleicht »Hautschichtmasse« bedeuten. Das bringt ihn weiter darauf, überhaupt eine stoffliche Verwandtschaft zwischen Kern und Hautschicht anzunehmen.

Bereits im folgenden Jahre war eine neue Auflage seines Zellenbuches nötig geworden (18), wesentliche Veränderungen finden sich aber noch nicht gegen die erste Auflage, nur war der »allgemeine Teil« ententsprechend den anderweitigen Neuforschungen auf pflanzlichem und tierischem Gebiete »in den Einzelheiten modifiziert«. Neu aufgenommen war ein Aufsatz über die Befruchtungsvorgänge, in dem er die zoologischen Erfahrungen über die »Richtungskörperbildung« behandelt, wonach vor der Bildung der Eizelle ein Teil der Kerne ausgestoßen wird. Strasburger suchte ähnliches auch für die Pflanzen nachzuweisen, leider vorläufig noch an falscher Stelle (Bauchkanalzellen in den Archegonien, »Fadenapparat« der Synergiden). Auch glaubte er, daß die angeblich kernlosen Eier von *Vaucheria* u. a. vor der Befruchtung gewisse Bestandteile, »wohl Plasmatropfen« und anderes entfernen. Wir lesen aber schon in dieser Arbeit auf S. 309, daß es bei der Befruchtung der höheren Gewächse auf die Einführung des ♂ Kernes in die Eizelle ankomme. Freilich meinte Strasburger, daß die Kernstoffe vorher gelöst würden, um dann durch Diffusion in die ♀-Sexualzelle zu gelangen. Wieder also schwebte Strasburger das richtige Ziel vor, ohne daß er zunächst den richtigen Weg sah, dorthin zu gelangen. »Nach alledem wird es mir zwar wahrscheinlich, daß es bei der Befruchtung auf die Einführung von Kernsubstanz ins Ei ankommt, doch meine ich, nur als physiologischen Elementes und nicht auf die eines Kernes des Spermatozoiden als morphologischen Elementes«.

Die Versuche, die Vererbung allmählich dadurch aufzuklären, daß bestimmte Stoffe im Kopulationsprozeß miteinander vereinigt würden, mußten auf die Fragen hinweisen, wie das befruchtete Ei und die darin eingeschlossene lebendige Masse Träger der Entwicklung und Gestaltung werden können. Und das wieder führte Strasburger zu einer Diskussion über den Aufbau des Plasmas (19), für die er die Nägelische Moleculartheorie weiter verwertete. Wir lesen hier ferner und berühren damit Gebiete, die auch heute noch nicht — selbst durch mikroskopische Beobachtung — völlig geklärt sind, wie die Grenzen zwischen lebendem Plasma und dessen »leblosen« Produkten zweifelhaft sein können, wenn wir z. B. an die Massulae bei *Azolla* und ihre sekundären Formationen der Glochiden denken.

Sollte man wirklich klar über das Wesen der Befruchtung im Pflanzenreich sehen, so war es sicher nötig, mit den höheren Pflanzen auch die niederen eingehender zu vergleichen. Das hatte Strasburger ja schon in seinem Zellenbuch getan. Aber er lernte nun während eines Aufenthaltes am Mittelmeer in *Acetabularia* (20) eine siphonoclade Alge kennen, die gewissermaßen dem Ursprung der Sexualität noch näher zu stehen schien als alle sonst von ihm studierten Species. Er stellt hier fest, daß die beiderlei ♂ und ♀ Gameten nicht in der Form differierten, daß aber nur solche miteinander sich vereinigen könnten, die von verschiedenen Pflanzen stammten. Strasburger sah somit, wie eine gewisse physiologische Geschlechtsdifferenzierung der morphologischen vorausgehen könne. Bei der Kopulation scheinen dann auch immer die »gleichwertigen« Teile zu verschmelzen.

Von den Algen wandte Strasburger sich in seiner nächsten Arbeit wieder zu den höchststehenden Gewächsen, den Angiospermen (21), für welche die Vorgänge, die zur Bildung des Embryosackes führen, damals noch sehr wenig klar waren. Hofmeisters und Schachts Angaben waren durchaus korrekturbedürftig, wobei man wieder nicht vergessen darf, daß diese Autoren alles noch lebend untersucht hatten, während Strasburger nun schon das Härten in Alkohol zur Verfügung stand. Immer aber suchte er sich bei günstigen Objekten, wie den Orchideen, auch an lebendem Material Rechenschaft darüber abzulegen, daß er im übrigen keine »Kunstprodukte« beschriebe. Damals erkannte Strasburger den noch jetzt gültigen Typus des achtkernigen Embryosackes und dessen Entstehung aus der untersten Zelle einer »Reihe«, die jedesmal aus der Embryosackmutterzelle hervorginge. Für *Rosa livida* wies er auch nach, daß hier ausnahmsweise die oberste Zelle sich allein weiter entwickle. Eine scheinbare Ausnahme in der Bildung des Eiapparates bei *Santalum* wird erst später (36) richtig gestellt.

Der Befruchtungsvorgang selbst wurde bei *Torenia*, den Orchideen und *Monotropa* verfolgt und hier (21, S. 58) »entwickelte sich in mir die Überzeugung, daß das Protoplasma nicht auf diosmotischem Wege, sondern direkt die Membran des Pollenschlauches und respektive auch des Embryosackes passiert. Der Gedanke eines diosmotischen Substanzaustausches ist hier schlechterdings, wenn man den Vorgang an so vielen Objekten studiert hat, kaum noch zu fassen. Geformte Inhaltskörper müssen freilich gelöst werden, bevor das Plasma die Membranen passiert, es dürfte als homogene zähflüssige Masse durch dieselbe gehen. Dabei ist nicht zu vergessen, daß es meist nur zarte und jedenfalls gequollene Zellwände sind, die durchsetzt werden sollen«. —

Wieder ein kleiner Schritt weiter auf einem Wege, der uns jetzt so klar vor Augen liegt.

Die falsche Homologisierung der tierischen Richtungskörper mit der Bauchkanalzelle der Gymnospermen wird zwar noch beibehalten, jedoch die Unmöglichkeit erkannt, die Synergiden oder Teile von ihnen diesen gleichzusetzen, wie Strasburger das früher wollte. Die Kluft zwischen Angio- und Gymnospermen war aber dadurch nur noch größer geworden.

Schon in dieser Arbeit entdeckte Strasburger die merkwürdigen Vorgänge, welche sich bei der »Polyembryonie« von *Funkia*, *Citrus*, *Caelebogyne* abspielen und er klärt bei letzterer die »Parthenogenesis« in unerwarteter Weise auf. Es handelt sich in den genannten Fällen, wie er das ausführlich noch in einer besonderen Publikation ausführte (22), um die Bildung von Nucellarembryonen, die bei *Caelebogyne* »ohne weiteres«, bei den andern aber erst nach Befruchtung der Eizelle aussprossen. Strasburger weist auf die Merkwürdigkeit hin, die darin liegt, daß diese Elemente, deren Ursprung so verschieden von dem der Eizellembryonen wäre, doch die gleiche Entwicklung innerhalb des Embryosackes wie diese erführen.

Ein Pendant zu seinem Buche über die Coniferen und Gnetaceen vom Jahre 1872 haben wir nun in dem 1879 herausgegebenen Werke über die Angiospermen und Gymnospermen (24), nur daß jetzt die Fragen der Zellenlehre ganz anders im Vordergrunde stehen als damals. Der Vorgang der Embryosackbildung selbst wird gegen die irrigen Deutungen von Vesque in der von ihm früher (21) gegebenen und noch heute gültigen Form aufrechterhalten und eingehend an verschiedenen Beispielen geschildert. Die richtigen Homologisierungen bei den Teilungen der Embryosack- und Pollenmutterzellen sprach er zwar selbst schon aus, aber nur, um sie noch zu verwerfen (24, S. 33). »Wäre dann aber nicht diejenige Zelle, die ich als Mutterzelle des Embryosackes bezeichnet habe, mit einer Pollenmutterzelle zu vergleichen und die Teilung derselben mit der Teilung einer Pollenmutterzelle? Es teilt sich diese Zelle in der Tat sehr oft gerade in vier Zellen, wenn auch diese Zellen nicht wie sonst in Pollenmutterzellen, vielmehr in einer Reihe angeordnet sind. Wo die Embryosackmutterzelle in nur drei Zellen zerfällt, läßt sich der Vorgang immer noch als eine Vierteilung mit unterdrückter Teilung der oberen Zelle auffassen. Wo nur zwei Zellen gebildet werden, müßte eine noch weiter gehende Reduktion angenommen, eine Vermehrung der Zellen über vier hinaus als eine Steigerung in entgegengesetzter Richtung aufgefaßt werden. Da müßte also sehr viel erst umgedeutet werden, um dann selbst wieder als Grundlage der Deutung zu dienen. Eine so ge-

wonnene Lösung kann uns nicht befriedigen.« Der Grund lag darin, daß damals die charakteristischen beiden Teilungen, die zur Bildung der »Tetrade« führen, in ihrer Sonderstellung noch nicht erkannt werden konnten. Wurde der Name des Chromosoms doch erst ganze 9 Jahre später von WALDEYER geprägt!

STRASBURGER machte sich erst in seinem Angiospermen-Buche gänzlich von der Vorstellung frei, wonach doch zuweilen — z. B. bei der Endospermbildung — freie Kerne sich bilden könnten. Er spricht dann bald darauf noch in einem kleinen Aufsatz (25) aus, daß nunmehr für ihn der Satz sicher gestellt sei: »omnis nucleus e nucleo«. Aber noch 5 Jahre später hatte er dies gegen Angaben zu verteidigen, wonach die Gattung *Daphne* doch während der Entstehung des Endosperms freie Kernbildung aufweisen könne. Wer möchte sich nicht hier wieder des Ausspruches von STRASBURGER erinnern, daß bei Wahrheiten, wenn sie selbstverständlich geworden seien, so bald der Entdecker nicht mehr besonders deswegen genannt oder gerühmt werde! Er sagt selbst noch wieder zurückblickend: »Wie weit liegen somit diese Resultate von der vor 40 Jahren von SCHLEIDEN ausgesprochenen Ansicht ab, daß alle Zellen durch freie Zellbildung um frei gebildete Kerne entstehen«.

Mit den Verhältnissen bei den Angiospermen verglich STRASBURGER dann die bei den Gymnospermen, wobei er seine alten Darstellungen in vielfacher Hinsicht erweiterte und die noch jetzt gültigen Gegensätze formulierte. Er bemühte sich dabei auch, die Mißbildungen in ihrer Bedeutung für phylogenetische Zwecke richtig zu werten.

Schon in einigen seiner letzten Arbeiten (21, 24) war er wieder durch seine Studien über die Kernteilungen von neuem auf die Zellteilungen hingewiesen, die doch bei den höheren Pflanzen wenigstens Hand in Hand miteinander gehen. Er empfiehlt noch in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* (26) ein geeignetes Objekt, die Details auch lebend zu verfolgen. Das alles wird nun benutzt, um in der dritten Auflage seines Zellenbuches (27) zusammengefaßt zu werden. Gegen die zweite Auflage hatte es nicht viel mehr als den Titel unverändert behalten. In jedem Kapitel fällt jetzt die Umgestaltung auf, so wenn wir über die Kernteilungsfiguren und die richtiger aufgefaßten »Spindeln« oder die präziseren Angaben über die »Kernfäden« (d. h. die späteren Chromosomen) lesen. Ganz offensichtlich ist STRASBURGER außer durch die eignen Erfahrungen auch durch die auf zoologischem Gebiet gemachten, in erster Linie durch die von FLEMMING, beeinflußt worden und sucht dies überall selbst peinlich genau festzustellen. In der Tat mußte die Übereinstimmung der Kernteilungsfiguren im ganzen organischen Reiche

auf den Beschauer einen tiefen Eindruck von der grundsätzlichen Bedeutung dieser Bildungen machen. Nur gerade da, wo wir heute, und STRASBURGER bald darauf selbst, das Wichtigste der Mitose sehen, nämlich bei der Längsspaltung der Chromosomen, da unterlief ihm zunächst wieder eine Täuschung: Er sagt ganz ausdrücklich auf S. 328 seines Buches davon: »Spaltungen der Kernfäden in der Art, wie sie von FLEMMING im Sternstadium der Kerne beschrieben werden, sind mir bis jetzt bei Pflanzen nicht vorgekommen.« — Wichtig wurde auch der Nachweis STRASBURGERS, daß in vegetativen Zellen, wie z. B. in denen des Endosperms von *Corydalis*, Kernfusionen vor sich gehen können, die ganz sicher keinen Sexualakt bedeuten. Ähnlich aussehende Bilder aber könnte man auch bei »Amitosen« haben, die von mehreren Autoren beschrieben und von STRASBURGER nun im Suspensor gewisser Leguminosenembryonen näher studiert werden (28). Schon hier ist er sich klar, daß es sich dabei nur um Alterserscheinungen handle und daß die »Kernteilungen und die Fragmentationen« einander nicht gleichwertig seien.

Kurze Zeit darauf trat STRASBURGER in Verbindung mit HEUSER, der ihm, wie er selbst sagt, unermüdlich Präparate anfertigte, bei denen die neueste von den Zoologen übernommene und weitergebildete Mikrotechnik benutzt wurde. So kann er sich in seiner 1882 im Archiv für mikroskopische Anatomie erschienenen Abhandlung (30) FLEMMING noch weiter nähern, wenn ihm auch die Chromosomenlängsspaltung nach wie vor unwahrscheinlich erscheint. Der Grund war der, daß er sich zufällig an die Teilungen in den Pollenmutterzellen gehalten hatte, die darin eine Abweichung vom gewöhnlichen Modus zeigen. Zum ersten Male achtet STRASBURGER hier auf die Zahl der »Kernplatten-Elemente« und findet sie für die Pollenmutterzellen konstant bei einer Anzahl von Species, ja bei *Funkia* erkannte er bereits ihre ungleiche Größe. Dieser Konstanz konnte er natürlich damals noch nicht die prinzipielle Tragweite zuschreiben, die wir heute damit verbinden. Berühmt geworden ist endlich diese Abhandlung weiter dadurch, daß in *Hemerocallis* ein Objekt von ihm mit der neuesten Methodik zuerst untersucht wurde, welches bei den Kernteilungen große Unregelmäßigkeiten offenbarte. So war es ihm auch zu zeigen möglich, daß aus einzelnen zurückgebliebenen nicht in die Tochterkerne einbezogenen »Chromosomen« (wie wir heute sagen) kleine Sonderkerne resultieren können. — Was STRASBURGER in diesem Jahr an gesicherten Resultaten über den Befruchtungsvorgang vorzuliegen schien, das faßte er gelegentlich eines in Bonn gehaltenen Vortrages (31) kurz zusammen. Hier sei nur darauf verwiesen. Und wir wären damit am Ende der ersten cytologischen »Dekade« angelangt, wie er

sie in den »Progressus« sich selbst abgegrenzt hat. Es verbleiben uns aus dieser Zeit allein zwei Arbeiten noch zu erwähnen, einmal seine Abhandlung über die Physiologie der Schwärmsporen (23) aus dem Jahre 1878 und sein Buch über »Bau und Wachstum der Zellhäute« von 1882 (29). In ersterer weist er auf die eigentümliche Phototaxis der Schwärmer hin und zeigte, wie verschiedene Lichtintensitäten verschieden auf sie einwirken, wie Nachwirkungen durch die Bestrahlung hervorgerufen werden können, wie eigentümliche »Lichtstimmungen« anzunehmen sind, die nicht nur vom Licht, sondern auch von der Temperatur, ja selbst vom Alter der Individuen abhängig und dementsprechend veränderliche Größen sind. So treffen wir bereits vor 34 Jahren eine Reihe von Fragen erörtert, die gerade die Reizphysiologie unsrer Tage in erster Linie interessieren.

Und in seinem 264 Seiten starken und mit 8 Doppeltafeln versehenen Buche über die Zellhäute verfolgt Strasburger die anatomischen und physiologischen Fragestellungen, die sich betreffs des Zellhautwachstums stellen lassen, er geht ein auf den alten Streit zwischen Apposition und Intussusception und entscheidet unzweideutig, daß erstere — entgegen Nägelis Autorität — nicht nur real existiere, sondern selbst überall die nächstliegende Erklärung bedeute. Er schildert dann weiter die allmähliche Abspaltung von Cellulosekörnern aus dem Plasma, er erörtert die physikalischen Verhältnisse der fertigen Membran, z. B. die der Doppelbrechung, er kommt auf die allgemeinen Hypothesen des Molecularaufbaues der lebenden Substanz, wobei er wieder gegen Nägeli polemisieren muß, und er findet dann noch den Anschluß an sein cytologisches Lieblingsobjekt, den Zellkern. Seiten müßte ich füllen, wenn ich auch nur etwas genauer auf alle diese so verschiedenartigen Fragen eingehen wollte.

Im Jahre 1884 schenkt uns der nun 40 jährige Forscher gleich zwei sehr wertvolle Arbeiten, die alle beide die in der vorigen Dekade erörterten Probleme ein gut Stück ihrer Lösung näher brachten. Wir erwähnten sie oben bereits (32, 33). Sie geben uns eine klarere Einsicht in die prinzipielle Bedeutung der Mitosen und die Rolle des Kernes bei der Vererbung. Der Autor selbst formuliert hierüber jetzt ganz klar (32, S. 77) folgende Sätze: »1. Der Befruchtungsvorgang beruht auf der Kopulation des in das Ei eingeführten Spermakernes mit dem Eikern, ein Satz, der zuerst scharf von O. Hertwig formuliert wurde. 2. Das Cytoplasma ist an dem Befruchtungsvorgang nicht beteiligt. 3. Der Spermakern wie der Eikern sind echte Zellkerne.« Und wir lesen weiter auf S. 140: »Geringfügige Veränderungen, welche das Nucleo-Idioplasma aus inneren

Ursachen oder unter dem Einfluß des Cyto-Idioplasmas in einzelnen Individuen immerhin erfahren sollte, werden bei der Befruchtung durch die Vereinigung der von zwei verschiedenen Individuen stammenden Zellkerne ausgeglichen. In diesem Ausgleich erblicke ich den Vorteil der Befruchtung. Es wird durch dieselbe die Konstanz der Species-Charaktere gewahrt und somit auch verhindert, daß schädliche Modifikationen sich fixieren und durch Summierung häufen.« Die Eigenschaften der Individuen (S. 155) »denken wir uns aber . . . nicht in vorgebildeten Keimchen, vielmehr in einem bestimmten molekularen Aufbau des Nucleo-Idioplasmas begründet, welcher durch eine Reihe aufeinander mit Notwendigkeit folgender Entwicklungsschritte schließlich zur Bildung der männlichen oder der weiblichen, respective, bei hermaphroditen Geschöpfen, beider Geschlechtsprodukte führen muß«. Diese Sätze hätte Strasburger, vielleicht mit geringer Modifikation, auch noch in seinem letzten Lebensjahre niederschreiben können. Die weittragenden Anregungen, die er damals gab, haben also ein noch heute uns richtig erscheinendes Ziel im Auge gehabt. —

In den Kontroversen der indirekten Kernteilung (33) bekennt er sich endlich — auf Grund Heuserscher Präparate — nun auch zur Annahme einer tatsächlichen Längsspaltung der Kernfäden. Jetzt erst war, wie beide, sowohl er wie Flemming (s. Bot. Ztg. 1884, Spalte 298—304) sagen, in allen wesentlichen Punkten Übereinstimmung mit Flemming erreicht. In gewissen Besonderheiten, z. B. der Annahme einer Beteiligung des Plasmas an der Spindelbildung, differierten die beiden Forscher freilich und hier hat Strasburger — wenigstens für die höheren Pflanzen — auch recht behalten. Flemming war nämlich geneigt, die Spindelfasern allein auf Kernsubstanz zurückzuführen. — Gerade die Längsspaltung wird Strasburger jetzt mit Recht der wesentlichste Teil der Mitose, weil sie, wie Roux sich ausdrückte, besonders für die Halbierung der »Erbqualitäten« sprechen könne, die man in den Kernen zu sehen berechtigt wäre. Strasburger verkannte indes nicht, daß daneben der Kern sicher auch eine ernährungsphysiologische Funktion in der Zelle besitze. Diese müsse ganz allein in Betracht kommen, wenn die Mitosen durch Amitosen ersetzt wären, wie in den Internodialzellen von *Chara*.

War sich Strasburger so über die morphologischen Vorgänge und Konsequenzen der normalen Befruchtung klar geworden, so ging er jetzt dazu über, die Bastardbefruchtungen kennen zu lernen (38). Er wies zunächst nach, daß bei der Narbe gegenüber fremdem Pollen keinerlei besondere Schutzeinrichtungen beständen, um ein etwaiges Auskeimen zu verhindern. Im Gegenteil, er prüfte selbst unter dem Mikroskop,

wie fremder Pollen bis weit in den Griffel, ja in die Fruchtknotenhöhlung eindringen kann. Dies war z. B. besonders gut zu beobachten bei dem Pollen von *Lathyrus montanus* auf den Narben von *Convallaria latifolia*, doch sicherlich zwei systematisch weit auseinanderstehenden Pflanzen. — Interessant sind auch einige Fälle von echter Bastardbefruchtung der Eizelle, welche zeigen, wie und warum schon nach den ersten Teilungen des jungen Bastardembryo stets derartige Störungen eintreten, so daß dieser bald absterben muß. Endlich demonstrierte Strasburger, daß die Pollenkörner selbst im »Ruhezustand« schon Diastase auszuscheiden vermögen, mithin hier bereits Fermente vorhanden sind, die nachher bei der Keimung erst wertvolle Dienste zur Aufschließung der Reservestoffe leisten.

Die Arbeiten von Flemming gaben Strasburger noch weitere Anregung (39, 40), sich auch für die pflanzlichen Zellen immer mehr in Details zu vertiefen, insbesondere zu prüfen, ob die Teilungen überall nach genau dem gleichen Schema verlaufen. Hierbei fand er, daß sie bei den Pollenmutterzellen sichtlich von den übrigen Mitosen differieren, insofern die Zahl ihrer »Kernfäden« (Chromosomen) reduziert wird. Die Reduktion selbst glaubt er auf eine vor der Segmentierung stattgehabte Verschmelzung zurückzuführen. Diese reduzierten Zahlen wären nun, soweit Strasburger zählte, für die Species konstant und er knüpfte damit an seine Arbeit von 1882 (30) an. Für eine gleiche Konstanz in den vegetativen Zellen vermochte er sich auch jetzt nicht zu erklären; interessant ist es dabei, daß ihm schon damals, als man von der »doppelten Befruchtung« noch nichts ahnte, die relativ hohe Zahl der Kernfäden im Endosperm auffiel. Auch prüft Strasburger jetzt, wie sich bei den Kernen die morphologischen Daten mit den von Frank Schwarz gewonnenen chemischen in Übereinstimmung bringen lassen und er sucht besondere Beziehungen aus der scheinbar regelmäßigen Aufeinanderfolge von »Chromatin-« und »Linin«-Scheiben in den Kernfäden herzuleiten. Bezüglich der »Strahlungen«, die bei der pflanzlichen Karyokinese in Analogie zu der tierischen postuliert wurden, zeigt Strasburger hier noch eine sehr gesunde Skepsis. Diesen Standpunkt verließ er dann später vorübergehend (46, 48), durch Guignards unrichtige Angaben in falscher Richtung beeinflußt. Wie weit überhaupt seit 1875 für die Pflanzenzelle die Kenntnis der indirekten Kernteilung vorgeschritten war, das ersieht man am besten aus dem Schema auf S. 205 ff., wo nun die einzelnen Pro-, Meta- und Anaphasen noch in eine größere Reihe charakteristischer Unterphasen zerlegt sind. Für die niederen Gewächse freilich, das erkannte er damals schon klar, kann dies Schema in seinen

Einzelheiten nicht Gültigkeit haben, so z. B. nicht für *Spirogyra* mit ihrem »Karyosomnucleus«, wie wir heute etwa sagen würden.

Wenn wir noch kurz bei den Kern- und Zellforschungen Strasburgers stehen bleiben, so wäre vor allem auf die hübsche historische Behandlung des Themas hinzuweisen, die er in seiner Rektoratsrede gibt (43). Hier prägt er unter anderm das Wort, daß das Plasma eine »lebendige Maschine« darstelle. Noch während seines Rektoratsjahrs aber findet er die Zeit zu einer größeren Arbeit über die Befruchtung bei den Gymnospermen (45), die dadurch hervorgerufen war, daß Belajeff eine andre Deutung der beiden Kerne im Pollenkorn der Coniferen gab, die seiner alten entgegengesetzt, aber, wie er jetzt einsah, die richtige war. Er verfolgt dabei nochmals eingehend die allmähliche Reduktion des ♂ Prothalliums bei den verschiedenen Gruppen der Gymnospermen und knüpft damit an seine alten phylogenetischen Spekulationen wieder an.

In einer weiteren Abhandlung des gleichen Jahres (46) über »Schwärmsporen, Gameten, Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung« weist er für *Sphacelaria* (*Stypocaulon*) das Vorhandensein von Centrosomen nach (siehe aber die neueste Arbeit von Escoyez) und prüft die Modifikationen, in denen das »formative« Plasma, das er jetzt mit dem Namen »Kinoplasma« belegt, erscheinen kann. (S. 96) »Solange die Centrosomen und Astrosphären unbekannt blieben und demgemäß auch ihre Beteiligung am Befruchtungsvorgang nicht geahnt werden konnte, ließ sich der ganze Schwerpunkt dieses Vorganges in die Kopulation der Zellkerne verlegen«. Jetzt tritt etwas Neues hinzu: »Selbst bei hinreichender Menge von Kernsubstanz könnte die Teilung des generativen Zellkernes somit unterbleiben, wenn die kinetischen Centren eine solche Teilung anzuregen sich unfähig zeigen sollten.« Nach wie vor hält Strasburger aber daran fest, daß die »Erbsubstanzen« allein im Zellkern lokalisiert seien. — Ein kleiner Aufsatz im Anatomischen Anzeiger (48) 1893 ergänzt das hier Skizzierte noch. Dem Kinoplasma wird das »Trophoplasma« gegenübergestellt, die Chromosomen sollen sich nach den Polen unter dem Einfluß einer von den Centrosomen ausgehenden Reizung bewegen und die Spindelfasern nur das Substrat sein, auf dem sie ihre Bewegungen ausführen. —

Während der ganzen Dekade von 1884—1894 waren neben dem Interesse für die Fragen der Kernteilung und Befruchtung auch die für die Zellteilung und die weitere Ausgestaltung der Zellwände rege geblieben. Das wird noch besonders erörtert in einer kleinen Abhandlung über die Entwicklung der Sporangien und die Bildung der »Capillitiumfasern« bei Myxomyceten (34), sowie in dem oben ausführlich zitierten Buche (39),

wo wir u. a. eine Diskussion über die Bedeutung der Kerne für das Membranwachstum lesen. Aber er faßt auch in einem besonderen, gegen 200 Seiten starken Werk nach erneuten ausführlichen Untersuchungen den Stand seines gegenwärtigen Wissens, der sich seit 1882 nicht unerheblich vermehrt hat, sehr gründlich zusammen. Gleich zu Anfang sagt er: »Die Arbeit bringt nur wenig Lösungen, vor allem neue Probleme.« Aufs neue wird aber festgestellt, daß die Schichtung der Wandungen auf Apposition beruhe und daß daneben das Flächenwachstum nicht durch Dehnung, sondern auch durch Substanzeinwanderung zwischen die alten Cellulose-Moleküle zustande komme. Das »Formbildende« auch bei älteren Membranen ist also immer das lebende Plasma, nicht die »tote« Membran selbst.

Neben all diesen eingehenden Studien fand STRASBURGER noch Zeit, ein 1000 Seiten dickes Werk zu verfassen, das die Leitungsbahnen der Pflanzen vom anatomischen und physiologischen Standpunkt behandelt (44). Vor einigen Jahren hatte er bereits ein physiologisches Problem daraus experimentell in Angriff genommen, das wieder in unsern Tagen so viel diskutiert wird, indem er nachwies, wie bei Pfropfungen zweier artfremder Individuen aufeinander gewisse Stoffe von dem einen in das andre einwandern können. Wurde nämlich *Datura* auf *Solanum tuberosum* gepfropft, so ging in dieses Atropin aus jener über. Das wurde später wieder angezweifelt, er verteidigte sich viele Jahre später noch in kurzer Bemerkung (75), bis es dann jüngst bekanntlich von ARTHUR MEYER und einem seiner Schüler bestätigt wurde. — Auch in einer kleinen Abhandlung (42) war er auf ein anatomisch-physiologisches Problem betreffs der Leitungsbahnen der Gymnospermen zu sprechen gekommen. Daraus kann man jedenfalls sehen, wie lange ihn schon solcherlei Gedanken innerlich beschäftigt hatten, als 1891 sein dickes Buch erschien. Wir finden nun in diesem eine überaus gründliche Beantwortung aller nur denkbaren Fragen, die man über die Leitungsbahnen der Pflanzen stellen kann. Der erste Teil behandelt die anatomischen Grundlagen für den zweiten — physiologischen — Teil, in dem die Weiterleitung der Stoffe experimentell geprüft wird. Selbstverständlich ist es hier ganz unmöglich, auch nur annähernd einen Begriff von dem reichen Inhalt zu geben. Ich hebe hervor die berühmt gewordenen Versuche, die lebenden Zellen beim Wassertransport dadurch auszuschalten, daß die »Leitungsbahnen« auf weite Strecken hin vergiftet oder durch kochendes Wasser getötet wurden. So suchte STRASBURGER das Wassersteigen auf rein physikalische Ursachen zurückzuführen und diese seine Überzeugung verteidigte er 2 Jahre später nochmals gegen SCHWENDENER (49). — Vor allem finden

wir eine große Reihe von Fragen aus der »physiologischen Anatomie« erörtert, die eine Erkenntnis anbahnen sollen, wie bestimmte Zellen und Organe durch ihre Funktion verändert, bzw. ihr angepaßt seien. Scharf aber lesen wir auch zum Ausdruck gebracht, wie die reine »innere« und »äußere« Morphologie sich durchaus von derlei Betrachtungen fern zu halten habe, weil sonst alle Homo- und Analogien untereinander verwischt würden.

Eine letzte kleine Arbeit ist aus der uns jetzt beschäftigenden Dekade noch zu nennen: »Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße«. Sie ist zusammen mit einer Abhandlung von Sachs der erste Vorläufer jener Publikationen, in denen wir über die — später sogenannte — »Kernplasmarelation« etwas lesen können. Strasburger erkannte eben schon damals, daß es möglich sein müsse, bei embryonalen Zellen die Größe der Kerne mit der des sie »beherrschenden« Plasmas, d. h. bei den höheren Pflanzen: meist der Zelle, in gesetzmäßige Verknüpfung zu bringen. Die Anregung verhallte auf lange hinaus allerdings noch kaum gehört.

Von ganz außerordentlichem Einfluß für die Zellen- wie für die Stammesforschung sollte nun die Publikation Strasburgers werden, die er zu Ende des Jahres 1894 veröffentlichte (51, 52). Die Bedeutung dieser Arbeit hat jetzt — 20 Jahre später — eher noch zu- als abgenommen. Es handelt sich um die Frage nach der periodischen Reduktion der Chromosomen. Er stellt im Anschluß an eigne ältere und fremde Arbeiten fest, daß vor der Bildung der Sexualzellen in zwei aufeinanderfolgenden, besonders gearteten Teilungsschritten die Zahl der Chromosomen genau auf die Hälfte der somatischen gebracht wird. Aber bereits damals wies er darauf hin, daß es sich hier sicher um ein »abgeleitetes« Verhalten handele und daß der ursprüngliche Modus wohl der wäre, wonach unmittelbar nach Verschmelzung der Gameten — bei der Keimung der Zygote — diese Verringerung der Zahl vorgenommen wird. Das wurde dann ja in der Tat — 11 Jahre später — von Allen für *Coleochaete* zuerst nachgewiesen. Freilich leugnet Strasburger zunächst noch die Existenz einer besonderen Reduktionsteilung. Er meint, die Chromosomen brauchten zwar nicht ihre physiologische, wohl aber ihre morphologische Selbständigkeit aufzugeben und sie erschienen in den Prophasen der Sporen- (Pollen-, Embryosack-) Mutterzelle »ohne weiteres in einer um die Hälfte verringerten Zahl«. »Erbungleiche« Mitosen kann Strasburger für die Pflanzen nicht annehmen, denn überall fänden sich die gleichen Längsspaltungen vor, die das Erbplasma genau halbierten und er benutzt diese Daten, um gegen jegliche »Neo-Evolutions«-

Theorie scharf Stellung zu nehmen. Er tritt für eine »Neo-Epigenesis« ein (S. 836): »Ich kann mir die Entwicklung nur vorstellen als eine Aufeinanderfolge von Zuständen, so zwar, daß jeder schon erreichte Zustand die Bedingungen für den folgenden schafft und ihn mit Notwendigkeit auslöst. . . . Die Zellkerne sind und bleiben mit den gesamten Eigenschaften der Art dauernd ausgestattet, in welchem Teil des Körpers sie sich auch befinden: ihre Tätigkeit wird aber durch die geschaffenen Bedingungen in bestimmter Richtung angeregt.« Und vor allem dürfen Vererbungstheorien nicht »Strukturen« in die Kerne hineinkonstruieren!

In seinen »karyokinetischen Problemen« (53) opponiert STRASBURGER nachdrücklich gegen ZIMMERMANNS Satz: »omnis nucleolus e nucleolo«. Denn bei ihnen handele es sich, im Gegensatz etwa zu den Chromosomen, weder um physiologische noch um morphologische Individualitäten, sondern allein um Stoffe, die bei den Kernteilungen verwandt würden, in erster Linie bei der Spindelbildung. Von der Annahme der Centrosomen als notwendiger Bestandteile der Pflanzenzelle kann er sich noch nicht freimachen, ja er bildet solche z. B. für *Larix* selbst ab. So sehr vermochte bei diesen an der Grenze der Sichtbarkeit und Deutbarkeit liegenden Dingen die »Theorie« die Beobachtung zu beeinflussen. Wie skeptisch und resigniert er sich aber überhaupt zu derlei Funden stellt, das geht am besten aus der Einleitung zu den berühmt gewordenen »Cytologischen Studien aus dem Bonner Botanischen Institut« hervor, die 1897 erschienen: »Tatsächlich wird auch an den günstigsten der bisher untersuchten Objekte und auch bei Anwendung der besten technischen Hilfsmittel die Grenze der sicheren Unterscheidung alsbald erreicht. Über diese Grenze hinaus drängt aber der Wunsch nach Erkenntnis, er führt so ins Ungewisse und Hypothetische, nur zu oft auf Abwege, hin und wieder aber auch zu einem tieferen Einblick in das Wesen der Erscheinung und zu neuen fruchtbaren Aufgaben. Durch die Erforschung neuer Objekte, durch die Erschließung neuer Hilfsmittel, durch die Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden wird das scheinbar ganz sicher Begründete nur zu oft wieder in Frage gestellt,und neue Tatsachen erschüttern die auf früheren Erfahrungen begründeten Schlüsse.«

STRASBURGER selbst studierte bei diesem Zusammenarbeiten, von dem wir eben sprachen, die Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus* (54), er sah, wie hier die Chromosomenreduktion sich kurz vor der Bildung der Eier und Spermatozoen vollzieht und stellte somit zuerst die Realität dieses Vorganges für eine Alge fest. Vor allem aber benutzt er nun die Resultate seiner Mitarbeiter und Schüler: OSTERHOUT, MOTTIER, JUEL, DEBSKI, HARPER, FAIRCHILD und SWINGLE, um wieder von neuem er-

weitert und vertieft die »Bonner Erfahrungen« über Plasmastrukturen, Kern- und Zellteilung zusammenzufassen (55). Dem »Kinoplasma« will er jetzt allgemein Faden-, dem »Trophoplasma« Wabenstruktur zuschreiben, auch die Hautschicht ist nach ihm kinoplasmatischer Natur. Ihre Beziehungen zum Kern, die auch morphologisch zum Ausdruck kommen, vermöchten die Beteiligung des Nucleus bei der Membranbildung zu erklären. — Von der Annahme der Centrosomen bei höheren Pflanzen sagt er sich jetzt los, aber diese — uns heute so natürlich dünkende — Tatsache entfesselte damals eine Menge Widerspruch, namentlich von zoologischer Seite. — Der Aufsatz über Befruchtung (56) gibt ihm auch Gelegenheit, scharf hervorzuheben, daß die Tetradenteilung, die mit einer Chromosomenreduktion Hand in Hand gehe, selbst bei anscheinend nahe Verwandten an verschiedenen Stellen der Ontogenese gesucht werden könne (S. 256), so bei den Diatomeen vor, bei den Desmidiaceen (bzw. Zygnemaceen) nach der Kopulation der Gameten. Bekanntlich ist das dann erst in den letzten Jahren durch KARSTEN, TRÖNDLE und KURSSANOW wirklich bewiesen worden. Der Modus der Reduktion steht STRASBURGER noch durchaus nicht fest. Wir bemerken ein öfteres Schwanken, ob in der ersten Teilung eine »doppelte Längsspaltung« vorhanden sei oder nicht, ob die zweite Teilung eine echte Reduktionsteilung bedeute und ähnliches mehr. In der vorliegenden Arbeit will er die letztgenannte Deutung geben, kurze Zeit darauf aber sieht er sich genötigt (57), diese Ansicht wieder fallen zu lassen. Den Streit über die Art und Weise der Reduktion im einzelnen zu verfolgen, würde zu weit führen. Was uns jetzt das Richtige scheint, wurde auch in seinem umfangreichen Buche von 1899 (59) noch nicht gefunden. Aber wenigstens wurden jetzt die Beobachtungen richtiger, wenn auch die Deutungen noch irrige waren. Von jetzt an hat STRASBURGER in Gemeinschaft mit GRÉGOIRE daran festgehalten, daß in den Pollen-, Embryosack-, kurz den Sporen-Mutterzellen der Kernfaden vor seiner Segmentierung eine erste Längsspaltung erfahre, der dann in den Prophasen der ersten Teilung eine zweite, erst während der nächsten Mitose in Aktion tretende Längsspaltung folge. Immer wurde bei der Zerlegung des »Spirems« schon die reduzierte Chromosomenzahl beobachtet. Ob die »erste« Längsspaltung eine tatsächliche, oder nur eine scheinbare durch vorhergehende unvollständige Kopulation vorgetäuschte wäre, diese Frage wurde damals noch nicht einmal aufgeworfen.

Die Ausführungen über die Beteiligung der Nucleolarsubstanz bei der Spindelbildung, über die Verbreitung der Centrosomen im organischen Reiche, über ihren Ersatz durch »Blepharoplasten« für gewisse Phasen

bei der Gametenbildung bauen auf dem weiter auf, was STRASBURGER 1897 gedacht hatte. Gerade die Blepharoplastenforschungen waren auch geeignet, die Irrwege zu erklären, die STRASBURGER — zusammen mit andern — bei der Centrosomenfrage gegangen war.

Da kam die Entdeckung NAWASCHINS und GUIGNARDS 1898/99, daß bei den Angiospermen der zweite ♂ Kern des Pollenschlauches nicht degeneriere, wie man bis dahin geglaubt hatte, sondern mit dem sekundären Embryosackkern verschmelze. Damit war die sogenannte »doppelte Befruchtung« nachgewiesen. STRASBURGER nimmt dazu in zwei Artikeln Stellung (61, 64), er zeigt insbesondere gegen NAWASCHIN, daß das Ausbleiben einer Endospermbildung (z. B. bei den Orchideen) nicht von einer Nichtverschmelzung der Polkerne abhänge. Er prägt ferner den Ausdruck: vegetative Befruchtung, um anzudeuten, daß in dem Endosperm kein besonderer zweiter Embryo vorläge und man es hier vielmehr mit einem rein vegetativen Phänomen zu tun habe. Scharf zu trennen sei bei einer jeden echten Befruchtung, die in der Vereinigung zweier organisierter Elemente liege, zwischen der Qualitätskombination und der Entwicklungserregung (gegenüber HANS WINKLER); er polemisiert endlich gegen CORRENS, dem es mit Recht noch zweifelhaft erschienen war, ob immer die »heterotypen« Teilungen mit den »Mendelspaltungen« zusammenfallen müssen.

Das Interesse an den Fragen über Ausgestaltung der Zellwand war auch in den letzten Jahren nicht erlahmt. So faßt STRASBURGER (58) in einem Aufsatz in PRINGSHEIMS Jahrbüchern wieder die nun wohl »definitiven« Resultate zusammen. Im wesentlichen kann er seine alten Ansichten von 1882 und 1889 über die Apposition und die Möglichkeit der »Umwandlung« des Plasmas in Cellulose bestätigen. Erheblicher modifiziert sind eigentlich nur die Ausführungen über das erste Auftreten der jungen Zellwand. Er sieht jetzt, wie die in den Verbindungsfasern angelegte Plasmaschicht sich spaltet und wie in die Spalte erst die junge Membran abgeschieden wird. Es handelt sich also hier nicht um eine »Umwandlung« der ganzen Plasmapartie in Cellulose, etwa wie in den Massulae von *Azolla*, wie er früher zu denken versucht gewesen war.

Fruchtbar wurden diese erneuten Membranstudien vor allem für die Erkenntnis vom Wesen der Plasmaverbindungen zwischen zwei Zellen, die, wie man seit TANGL wußte, die Zellhäute durchsetzen und so die Kontinuität der lebendigen Plasmamasse verbürgen. Diese »Plasmodesmen« prüfte STRASBURGER jetzt (62) eingehend in ihrem anatomischen und physiologischen Verhalten. Er sah, daß sie unabhängig von der Zellteilung entstehen und erst nachträglich in die jüngsten Entwicklungs-

stadien der Membranen eingeschaltet werden, »indem sie, von den benachbarten Protoplasten entspringend, innerhalb der Wandung aufeinandertreffen, wo sie jedoch nicht verschmelzen, sondern nur in innigen Kontakt geraten«. Sie wirken als Reizüberträger, werden z. B. bei der Plasmolyse eingezogen oder reissen ab. So könne vielleicht erklärt werden, warum bei plasmolysierten Wurzeln die Weiterleitung der geotropischen Reizwirkungen von der Wurzelspitze nach der Wachstumszone unterbleibe. Bei Verwachsungen zweier selbst artfremder Individuen miteinander, können sich neue Plasmodesmen zwischen Reis und Unterlage bilden, nicht dagegen zwischen Parasit und Mutterpflanze (z. B. *Viscum* und seinem Wirte). Zu nennen ist schließlich noch ein kleiner polemischer Aufsatz (66) im Zusammenhange der Plasmodesmenfrage. —

Abgesehen von all diesen soeben besprochenen Publikationen fand Strasburger in dem uns jetzt beschäftigenden Jahrzehnt noch Zeit, auch drei rein entwicklungsgeschichtliche und eine allgemein-biologische Fragen behandelnde Arbeit zu verfassen. Einmal stellt er fest, daß auch entgegen den vorliegenden Angaben für *Asclepias* (63) eine Tetradenteilung der Pollenmutterzellen vorläge, die nur dadurch verschleiert ist, daß die Anordnung der Enkelzellen nicht wie gewöhnlich kreuzweise, sondern hintereinander wie bei den Tetraden der Embryosackmutterzelle erfolgt. Ferner untersuchte er die Entwicklungsgeschichte von *Ceratophyllum* (65), einer jener Dikotylen, die zusammen mit den Nymphaeaceen der »Monokotylie« verdächtigt waren. Endlich macht er sich daran, in *Taxus baccata* (67) auch an einer Gymnosperme die neu erkannte Homologie zwischen Pollen- und Embryosackmutterzellen und die beiden »allotypen« Teilungen zu studieren. Er findet hierbei Gelegenheit, die phylogenetischen Beziehungen zwischen Gymnospermen und Angiospermen erneut zu erörtern, will aber im Gegensatz zu andern Forschern unsrer Tage die Gnetaceen keineswegs als ein mögliches »Zwischenglied« gelten lassen. Die Bedeutung der Endospermbefruchtung bei den Angiospermen sieht er darin, daß eine bessere Möglichkeit gegeben sei, rasche Teilungen auszulösen.

Die allgemein-biologische Arbeit, von der wir eben sprachen, betitelt sich: »Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung« aus dem Jahre 1900 (60). Sie steht an der Grenze der »neuen Zeit«, die nach Wiederauffindung der Mendelschen Regeln auch das Geschlechtsproblem rationeller auffassen sollte. Als er seine Arbeit schrieb, da ahnte er freilich noch nichts von den sich in kurzem ergebenden Möglichkeiten der Erklärung, die gerade zur gleichen Zeit durch De Vries, Correns und v. Tschermak unabhängig voneinander angebahnt wurden.

So ist die Strasburgersche Arbeit noch mehr eine resignierte Zusammenfassung eigner und fremder Mißerfolge, irgendetwas Positives über die »Laune« der Geschlechtsverteilung zu erkunden. Er ging von der Tatsache aus, daß ein Pilz: *Ustilago antherarum* über ein Mittel verfügen müsse, in rein ♀ Blüten der diöcischen Gattung *Melandryum* die Staubblätter auftreten zu lassen. Er verfolgte diese Entwicklung zunächst histologisch und stellte fest, daß der Parasit erst in dem Momente aggressiv wird, in welchem die Pollenmutterzellen angelegt werden. Schon damals deutet Strasburger an, daß nach seiner Meinung auch bei andern Diöcisten das entgegengesetzte Geschlecht immer »latent mitgeführt« werde, und er läßt nicht die Hoffnung fahren, daß auch der Forscher künftig ein gleiches Mittel wie der Pilz finden werde, dies im Einzelfalle ad oculos zu demonstrieren.

Wir kommen zur letzten Periode von Strasburgers Schaffen. Der 60jährige ging noch mit demselben Jünglingseifer an die von Jahr zu Jahr sich erweiternden Aufgaben der pflanzlichen Zellforschung heran, wie es der 30jährige getan hatte, der ein neues und unsicheres Land betrat. Und gerade jetzt schreibt er die schönen Worte Kants nieder, die wir, wie ein Nekrolog auf ihn mit Recht ausdrückt, ihm als Spruch auf seinen Grabstein setzen könnten (68, S. 614): »Wo ich etwas antreffe, das mich belehrt, da eigne ich es mir zu. Das Urteil desjenigen, der meine Gründe widerlegt, ist mein Urteil, nachdem ich es vorerst gegen die Schale der Selbstliebe und nachher in derselben gegen meine vermeintlichen Gründe abgewogen und in ihm einen größeren Gehalt gefunden habe«.

In diesen Worten liegt ein solcher Willen zur Objektivität ausgesprochen, wie man ihn nicht immer bei einem »Meister seines Faches« findet, der vor einem großen und jährlich wachsenden Schülerkreise »ex cathedra« zu sprechen — hätte gewohnt sein können. Und Strasburger fand sogleich Gelegenheit, seine Worte durch die Tat zu bekräftigen. Er mußte seine Ansicht über die Unmöglichkeit einer Reduktionsteilung bei den Pflanzen, für die er sich Jahre lang mit Lebhaftigkeit eingesetzt hatte, fallen lassen und für die gegnerische, von Weismann seit langem aus theoretischen Gründen geforderte Ansicht eintreten (68). Dabei wollte es das Mißgeschick, daß er an eine Pflanze kam, die sich zur Aufklärung der tatsächlichen Verhältnisse als äußerst ungünstig zeigte, nämlich an *Galtonia candicans*, und er somit hier die von Farmer und seiner Schule angenommene »Metasyndese« zu finden glaubte. Aber wenigstens war ihm bei dieser Arbeit vergönnt zu sehen,

daß seine älteren Beobachtungen über die »doppelte Längsspaltung« in den Prophasen der »heterotypen« Teilung richtig waren und nur deshalb nicht korrekt gedeutet wurden, weil er nicht die vorhergehenden Umformungen des Kerninhaltes studiert hatte. Eine ausführliche Begründung der neuen Ansichten, vor allem über die Vereinigung der beiderelterlichen Chromosomen, die »Gamomiten« und »Zygomiten« usw. gab er 2 Jahre später zusammen mit seinen Schülern Allen, Miyake und B. J. Overton (71). Die »Metasyndese« war nun durch die auch von Grégoire gesehene »Parasyndese« ersetzt und bei dieser Meinung ist er bis zu seinem Tode geblieben. Er hat es nicht mehr erlebt, daß der Streit der beiden Richtungen der »Meta«- und »Parasyndetiker« entschieden ist. In gewissem Sinne bedeutet ihm diese Arbeit einen Abschluß seiner Reduktionsstudien und so trat er denn auch an einen größeren Leserkreis heran, um diesen über die »stofflichen Grundlagen der Vererbung« zu unterrichten (72). Die staunenswerten Literaturkenntnisse auf eignem und verwandtem Gebiete machen die Arbeiten der letzten Jahre so besonders anregend für den, der nicht nur Beobachtetes lesen, sondern nach Möglichkeit Anknüpfungen, Hinweise für weitere Aufgaben finden will. Dieses Streben nach Verknüpfung beseelte ihn auch, als er versuchte, systematische Probleme mit Hilfe der Cytologie zu lösen. So studierte er eingehend die Gruppe der Eualchimillen (69, 99), die nach Murbeck »parthenogenetisch« waren. Er bewies, daß hier die Embryosackmutterzelle noch bis zur Synapsis sich normal verhält, dann aber ein vegetatives Spirem mit einwertigen Chromosomen daraus hervorgehen läßt. Die Eizelle war »diploid« geblieben und die Parthenogenesis löst sich ihm als »Ooapogamie« auf. Derartige »parthenogenetische« Formenkreise sind für die Systematiker häufig genug die »Nebelflecke«, bei denen jede Kunst der Distinktion versagt. Strasburger wies darauf hin, daß dies daran liegen könne, weil eben die Befruchtung fehle, die den Ausgleich zum Speciestypus zurück vermittele und jede »zufällige« Abweichung von der Norm auch für die Kinder fixiere. — Nach andrer Richtung für die Systematik bzw. die Phylogenie wertvoll war eine Arbeit über die Magnoliaceen-Gattung *Drimys* (70), bei der er, neueren Vorstellungen von der Stellung der Polycarpicae folgend, am ehesten Gymnospermenähnlichkeit im Embryosack zu finden erwartete. Das Ergebnis war in dieser Hinsicht leider ein rein negatives.

Von sehr großem Einfluß für die Systematik der Thallophyten war ein kleiner Aufsatz in der Botanischen Zeitung (73) über den Generationswechsel der Phaeophyceen, in dem er die neuesten Forschungen über den Zeitpunkt der Reduktionsteilung zum Ausgangspunkt nahm und überall

die »Haploid«- und »Diploid«-Generation zu scheiden suchte. Er sah, daß die Phaeosporeen noch durchaus den Chlorophyceen glichen, während die Fucaceen mit ihrer kurzen Haploid-Generation ein offenbar langes Alter der Gruppe verrieten und die Dictyotales mit ihrer völlig gleichen Entwicklung der beiden Generationen in der Mitte standen. Daß Strasburger die Cutleriaceen und auch die Florideen damals noch unrichtig auffaßte, kann ihm niemand verdenken, denn die Tatsachen fehlten eben völlig, welche die richtige Deutung ermöglichten. Erlebten wir es doch sogar, daß auch hervorragende Algologen nach Auffindung der entscheidenden Mitosen (durch Yamanouchi bei *Polysiphonia*) sich anfangs noch nicht in die neue Lage der Dinge schicken wollten.

Es ist, als wenn in den letzten Jahren die Arbeitskraft Strasburgers eher zu — als abnahm. Wunderbar bleibt immer wieder bei dem alternden Manne die Vielseitigkeit des Schaffens. Eine anatomische Arbeit über die Verdickungsweise der Palmen und Pandanaceen (76) war ihm während der Neubearbeitung des entsprechenden Abschnittes seines Lehrbuches zur Pflicht geworden; seine großartige und objektive oben zitierte Darstellung über die »Ontogenie der Zelle« (74) gab ihm Gelegenheit, sein wissenschaftliches Werden mit all seinen Erfolgen und auch seinen Irrtümern freimütig zu schildern und in der Verknüpfung mit der Forschung andrer zu zeigen, wie nur durch gemeinsame Arbeit vieler der Bau der Zellforschung in so kurzer Zeit hatte errichtet werden können.

Und in den wenigen Jahren von 1907—11, den letzten, in denen ihm noch zu arbeiten vom Schicksal vergönnt war, erschienen nicht weniger als 13, zum Teil sehr umfangreiche Publikationen, meist alte Fragen in neuer Fassung erörternd. Für *Marsilia* (77) zeigte Strasburger, daß die Beziehung zwischen Variabilität und Apogamie, für die er bei *Alchimilla* eingetreten war, auch hier galt, ebenso daß hier nur Ooapogamie existiert und die anders lautenden Angaben Nathansons irrig waren. Sodann wandte er sich gegen die Meinung von Němec (78, 89), daß in Kernen, die künstlich »pluridiploid« gemacht wurden, Autoregulationen zur Norm zurück resultieren sollten; im Gegenteil fand er, daß sie stets an ihrer Chromosomenzahl festhalten und nur schließlich von dem Vegetationskörper ausgeschaltet werden, weil ihre Teilungsfähigkeit erlischt. Für die Aufrechterhaltung der Chromosomenindividualität sprechen nach Strasburger auch die »Prochromosomen« (80), wo solche sich im ruhenden Kern nachweisen lassen, ferner die Erfahrungen, die er bei Nachuntersuchung der Guignardschen Lilien bekam. Hier sollte der untere Kern des Embryosackes im Zweikernstadium eine höhere als die normale haploide Chromosomenzahl besitzen, aber Strasburger wies jetzt nach,

daß es sich nur um »überzählige« Längsspaltungen der einzelnen individualisierten Chromosomen handle, die, durch Überernährung hervorgerufen, nicht einmal in sämtlichen Blüten, sondern nur in den später angelegten vor sich ginge. Auch zeigte er, daß Fälle, in denen eine Minderzahl von Chromosomen da zu sein schien (80, 82, 85), einfach so zu erklären waren, daß bei den Mitosen eine unvollständige Teilung des Spirems erfolgte. Ja dies kann sogar wie bei der ooapogamen *Wikstroemia* für die Embryosackmutterzelle gelten und damit hier besonders leicht die Sachlage verwirren. Es kann also zwar den Schein hervorrufen, als wenn auch hier eine Reduktionsteilung vorhanden sei, aber die Wahrheit ließ sich daran erkennen, daß gerade die charakteristische Phase der »Synapsis« nicht mehr sich einfindet, also der Haploidcharakter noch mehr als z. B. bei *Alchimilla* verloren gegangen ist.

Im Anschluß an *Wikstroemia indica* prüfte Strasburger die Urticaceen auf die Fähigkeit der Ooapogamie, die von Treub als günstige Objekte hierfür zuerst erkannt waren, er beweist, daß *Elatostema sessile* ohne weiteres die Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle verloren hatte, während *El. acuminatum* noch »schwanke«, sowohl normale haploide Embryosäcke erzeugen, als auch nach den ersten Anfängen der Reduktionsprophasen in die somatischen Mitosen zurückschlagen könne. Damit war dann aber eine Regellosigkeit der Kernanordnung im Embryosack verbunden.

Immer wieder kam er auch auf den Modus der Chromosomenreduktion überhaupt zurück. Wir sagten schon, daß sich noch heute die Schulen der »Para«- und »Meta«-syndetiker ziemlich unversöhnt gegenüberstehen. Als eine wesentliche Stütze seiner Ansicht mußte ihm mit Recht die Tatsache erscheinen, daß auch in somatischen Zellen zuweilen bereits ein Nebeneinanderlagern je zweier Chromosomen zu beobachten ist, daß also in der Reduktion nicht ein absolutes Novum zu sehen sei, sondern nur eine innigere Berührung der beiden »väterlichen« und »mütterlichen« Kernanteile. Außerdem glaubte er, daß die ganzen Anfangsstadien der Prophasen für die Reduktionsteilung bei Annahme einer Metasyndese unverständlich wären.

Einen Aufsatz, der in seinen letzten Konsequenzen wohl in der Zukunft noch viele Forscher beschäftigen wird, schrieb Strasburger 1910 mit dem Titel »Chromosomenzahl« (86). Hier wird der Versuch gemacht, auch diese scheinbar so »willkürlichen« Dinge vom Standpunkt einer Gesetzmäßigkeit zu erfassen. Die Tatsache, daß nahe verwandte Arten sich in ihren Chromosomenzahlen unterscheiden, darf nicht als Willkür aufgefaßt werden, sondern muß dahin führen, den Gründen nachzuforschen,

wie sich die Zahlen verändern können. Im Zusammenhang damit wird auch die Kern- und Zellgröße beeinflußt, wird vor allem das »Idioplasma« verändert. Der Passus über die Beziehungen zwischen »Mutation und Veränderung der Chromosomenzahl«, die gerade damals durch die Entdeckung des Verhaltens der *Oenothera gigas* gegenüber *Oenothera Lamarckiana* neu belebt wurden, gibt Strasburger Gelegenheit, seine Ansichten über die Verteilung der Erbsubstanzen in den Chromosomen und ihre eventuellen Quer- und Längsspaltungen, welche zum Auftreten von abweichenden Zahlen führen können, zu erörtern. Eigentümlich erscheint ihm, daß von den »hochchromosomigen« Pteridophyten an eine sichtliche Verminderung in der Chromosomenzahl eingesetzt hat, und die gegenläufigen Veränderungen erst wieder sekundär, d. h. bei den apogamen Formen, zu beobachten sind.

Die Wichtigkeit des Modus der Mitose war so seit den Tagen, in denen sie Strasburger zuerst in seinen Präparaten gesehen hatte, noch eminent gestiegen. Aber sie war doch nicht der einzige Teilungsmodus der Kerne, hatte Strasburger doch selbst seinerzeit auch Amitosen beschrieben. In seinem Beitrag zur Wiesner-Festschrift (79) studierte er sie jetzt nach 28 Jahren wieder einmal genauer und zwar an dem »klassischen« Objekt der *Chara*-Internodialzellen. Im Anschluß daran diskutierte er aufs neue die Bedeutung der durch Amitose geteilten Kerne für die Vererbung; er sieht sich aber auch gezwungen (80), den theoretischen Auseinandersetzungen und den Deutungen von Experimenten, welche von andern Forschern wie Fick und Godlewski gegen ein »Kernmonopol« hingestellt wurden, mit kampfbereiter Feder entgegenzutreten.

Mehrfach schon war Strasburger früher auf die sogenannten »Pfropfhybriden« eingegangen, er hatte *Cytisus Adami* selbst cytologisch studiert (78) und das »Bizzarrien-Problem« aufgerollt, sich aber von dem Vorhandensein vegetativer Zell- und Kernvermehrungen als Grundlage dieser absonderlichen Mischformen weder hier noch dort überzeugen können. Da schien eine Lösung zu kommen, als es Hans Winklers Geschicklichkeit geglückt war, auf dem Wege des Experiments die »Pfropfhybriden« an *Solanum*-Arten auszuführen. Aber auch jetzt war Strasburger noch nicht überzeugt, daß es sich hier um Formen handele, die sexuellen Bastarden ohne weiteres vergleichbar seien. In einer kleinen Arbeit (84) sucht er sie als »Hyperchimären« hinzustellen, ohne freilich damit schon ganz das Richtige zu treffen. Erst Baur hat dann bekanntlich mit seinem Auffinden von »Periklinalchimären« bei *Pelargonium* den langwierigen Streit vorläufig beendigt.

Das letzte große Problem, das Strasburger noch behandelte, betrifft die Frage nach der Geschlechtstrennung und -bestimmung. Hatte er im Jahre 1900 seine Resignation bekennen müssen, hier irgendeinen Weg aufzufinden, tätig in die Materie einzudringen, so bot sich ihm nun gegen das Ende seines Lebens noch durch die inzwischen genannten Forschungen die Möglichkeit, diese experimentellen Fragen sogar mit seiner geliebten Cytologie zu verknüpfen. Einen ersten Versuch in dieser Richtung machte er (82), als er feststellte, daß bei dem Lebermoose *Sphaerocarpus* aus den vier Pflänzchen einer Sporentetrade 2 ♂ und 2 ♀ Individuen hervorgehen, also die Geschlechtstrennung bei der Reduktionsteilung erfolgt. Für die Phanerogamen dagegen scheinen die Dinge weniger klar zu liegen. Die Eizellen auch der diöcischen Species dürften nach den Forschungen von Correns und Noll die gleiche weibliche Stimmung besitzen, jedoch die Pollenkörner zu 50% mit »männlicher«, zu 50% mit »weiblicher« oder, wie Strasburger sich im Anschluß an Noll ausdrückt, zu 50% mit starker, zu 50% mit schwacher männlicher Potenz begabt sein. Jedenfalls würde der Zutritt des Pollenkorns zur Eizelle eine Entscheidung über das Geschlecht herbeiführen. Aber diese geschlechtliche Sonderung darf nach ihm nicht mit dem Verhalten der Mendel-Merkmalspaare in eine Reihe gestellt werden. Immer würde auch bei Diöcisten das fehlende Geschlecht — »opprimiert« — mitgeführt. Die eingeschlechtlichen Blüten einer solchen Species, z. B. von *Mercurialis annua* verhalten sich untereinander total verschieden, wenn sie an der »gewohnten« Stelle und wenn sie abnorm: z. B. ♂ Blüten in ♀ Blütenständen, ♀ Blüten in ♂ Infloreseenzen auftreten. Die »Kraft«, ihr eignes Geschlecht in der Vereinigung bei der Befruchtung durchzudrücken, ist eine ganz andre. So kann eine ♀ *Mercurialis annua* von ihren gelegentlich und spärlich auftretenden ♂ Blüten befruchtet werden (83), ebenso im umgekehrten Falle eine ♀ Blüte der männlichen Pflanze, aber das erste Mal waren alle Nachkommen Weibchen, das (88) zweite Mal Männchen! Damit konnte Strasburger eine wertvolle Ergänzung zu den bekannten Vererbungsexperimenten von Correns liefern. — In der freien Natur weicht bei Diöcisten das Zahlenverhältnis von ♂ und ♀ Pflanzen stark von dem durch die Mendelspaltungen geforderten ab. Bei *Melandryum rubrum* z. B. hat nach Strasburger die ♂ Tendenz »als Ganzes betrachtet« eine Schwächung erlitten. Wem fallen da nicht die neuesten schönen Forschungen Goldschmidts über Quantitätsunterschiede der einzelnen Mendelmerkmale ein! Diese Möglichkeit, die Geschlechtsvererbung mit der der sonstigen Merkmale in Einklang zu bringen, konnte indes Strasburger

nicht ernsthaft diskutieren, weil die vorliegenden Tatsachen dazu noch keinen Anlaß boten.

An letzter Stelle sei schließlich erwähnt, daß STRASBURGER auch einen der Fälle cytologisch prüfte (82), die als »faux hybrides« beschrieben waren, bei denen das Kind in allen Merkmalen dem einen Elter gleicht. Aber es ergab sich nur — bei *Fragaria virginiana* × *elatior* — daß eine normale Befruchtung vorliegt, und eine wirkliche Einsicht in das abweichende Verhalten der beiderlei Erbplasmen zueinander konnte nicht erzielt werden.

— So hörten die letzten Arbeiten des großen Bonner Cytologen mit Fragen und Problemen auf, wie sie begonnen hatten. Und doch wie vieles hatte er inzwischen aufgeklärt, wie viele neue Fragestellungen erst ermöglicht! Wer vermag auch zurzeit nur zu sagen, welche Anregungen künftige Biologen aus den STRASBURGERschen Arbeiten ziehen werden, — aus Einzeldaten, die zurzeit noch unbeachtet liegen geblieben sind. STRASBURGER war es oft gegeben, »intuitiv« das richtige Ziel zu ahnen, auch da, wo der Verstand erst langsam und auf Umwegen die Beweise dafür zu erbringen vermochte. Diese »konstruktive Phantasie« ist ja das Kennzeichen aller wirklich genialen Menschen, nur bei ihnen vermag man zu fühlen, wie das menschliche Schaffen im Grunde das gleiche ist, wie das »verstandeslose« Walten der Natur! Auch STRASBURGER war ein solcher Forscher: er ist jetzt wieder eingegangen in den tiefen und unergründlichen Schoß der Natur, mit der er sich sein Leben lang eins gefühlt hatte.

Heidelberg, Botanisches Institut der Universität, den 13. Juli 1912.

Publikationen Strasburgers.

(Dem Verzeichnis nicht beigefügt sind die ungedruckt gebliebene Dissertation sowie zahlreiche Vorträge, die er in den Verhandl. d. russisch. Naturf. Vers. zu St. Petersburg, den Deutschen Naturf. Versammlungen, den Sitzber. d. Jenaischen Gesellsch. f. Medizin u. Naturkunde, den Sitzber. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, endlich der niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkd. zu Bonn gehalten hat, sofern es sich um Dinge handelt, die nur ein Résumé seiner sonst veröffentlichten Arbeiten waren.)

1866. 1. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V. S. 297—342. Taf. XXXV—XLII.

1868. 2. Die Befruchtung bei den Farnkräutern. Mém. Acad. impér. Scienc. St.-Pétersbourg. 7. sér. T. XII. Nr. 3. 14 S. 1 Taf.

3. Zur Mechanik der Befruchtung. — Briefliche Mitteilung. Bot. Zeitung. Bd. XXVI. Spalte 822—825.

1869. 4. Die Befruchtung bei den Farnkräutern. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VII. S. 390—408. Taf. XXV—XXVI.

5. Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung bei Marchantia polymorpha L. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VII. S. 409—422. Taf. XXVII—XXVIII.

6. Die Befruchtung bei den Coniferen. 22 S. 3 Taf. Jena.

1871. 7. Die Bestäubung der Gymnospermen. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss. Bd. VI. S. 249—262. Taf. VIII.

1872. 8. Die Coniferen und die Gnetaceen. 442 S. 26 Taf. Jena.

9. Zur Kenntnis der Archispermenwurzel. Bot. Ztg. Bd. XXX. Spalte 757 bis 763.

10. Ein geschichtlicher Nachtrag. Bot. Ztg. Bd. XXX. Spalte 763—765.

1873. 11. Über Sciadopitys und Phyllocladus. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. VII. S. 225—236.

12. Sind die Coniferen Gymnospermen oder nicht? Flora. Bd. LVI. S. 369 bis 377.

13. Über Azolla. 86 S. 7 Taf. Jena.

14. Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Bot. Ztg. Bd. XXXI. Spalte 81 bis 93. 97—110, 113—119.

15. Über Scolecopteris elegans Zenk., einen fossilen Farn aus der Gruppe der Marattiaceen. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. VIII. S. 81—95. Taf. II—III.

1874. 16. Über die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen. Antrittsrede. Jena. 30 S.

1875. 17. Über Zellbildung und Zellteilung. 256 S. 7 Taf. Jena.

1876. 18. Über Zellbildung und Zellteilung nebst Untersuchungen über Befruchtung. 2. Aufl. 332 S. 8 Taf. Jena.

19. Studien über Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. X. S. 395—446. Taf. XIII—XIV.

1877. 20. (In Gemeinschaft mit de Bary.) Acetabularia mediterranea. Bot. Ztg. Bd. XXXV. Spalte 713—728, 729—743, 745—758. Taf. XIII.

1878. 21. Über Befruchtung und Zellteilung. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. XI. S. 435—536. Taf. XXVII—XXXV.

22. Über Polyembryonie. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. XII. S. 647 bis 670. Taf. XV—XIX.

23. Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. XII. S. 551—625.

1879. 24. Die Angiospermen und die Gymnospermen. 173 S. 22 Taf. Jena.

25. Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. Botan. Zeitung. Bd. XXXVII. Spalte 265—279, 281—288. Taf. IV.

26. Über ein zu Demonstrationen geeignetes Zellteilungsobjekt. Sitzber. Jenaische Ges. Med. u. Naturw. 12 S.

1880. 27. Zellbildung und Zellteilung. 3. umgearb. Aufl. 392 S. 14 Taf. 1 Fig. Jena.

28. Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus. Bot. Ztg. Bd. XXXVIII. Sp. 845—854, 857—868. Taf. XII.

1882. 29. Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. 264 S. 8 Taf. Jena.

30. Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. XXI. S. 476—590. Taf. XXV—XXVII.

1882. 31. Über den Befruchtungsvorgang. Sitzber. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. Bonn. Bd. XXXIX. S. 184—196.

1884. 32. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. 176 S. 2 Taf. Jena.

33. Die Controversen der indirecten Kernteilung. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. XXIII. S. 246—304 Taf. XIII—XIV.

34. Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von Trichia fallax. Bot. Ztg. Bd. XLII. Spalte 305—316, 321—326. Taf. III.

35. Die Endospermbildung bei Daphne. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. II. S. 112 bis 114.

1885. 36. Zu Santalum und Daphne. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. III. S. 105—113. Taf. IX.

37. Über Verwachsungen und deren Folgen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. III. S. XXIV—XL.

1886. 38. Über fremdartige Bestäubung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVII. S. 50—98. 1 Fig.

1888. 39. Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich nebst einem Anhang über Befruchtung. Histologische Beiträge. Hft. 1. 258 S. 3 Taf. Jena.

40. Sur la division des noyaux cellulaires, la division des cellules et la fécondation. Journ. de Bot. 1888. 16. Mars.

1889. 41. Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Histol. Beiträge. Hft. 2. 186 S. 4 Taf. Jena.

1890. 42. Die Vertreterinnen der Geleitzellen im Siebteile der Gymnospermen. Sitzber. Berliner Akad. Wiss. S. 207—216. Taf. I.

1891. 43. Das Protoplasma und die Reizbarkeit. Rectoratsrede Bonn. 38 S.

44. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histol. Beitr. Hft. 3. 1000 S. 5 Taf. 17 Fig. Jena.

1892. 45. Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Histol. Beitr. Hft. 4. S. 1—46. 2 Taf. Jena.

46. Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beitr. Hft. 4. S. 47—158. 1 Taf. Jena.

47. Über den Gang der geschlechtlichen Differenzierung im Pflanzenreiche und über das Wesen der Befruchtung. Atti del Congr. bot. internaz. di Genova. p. 53—57.

1893. 48. Zu dem jetzigen Stand der Kern- und Zellteilungsfragen. Anatom. Anzeiger. Bd. VIII. S. 177—191.

49. Über das Saftsteigen. Histol. Beitr. Hft. 5. S. 1—94. Jena.

50. Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Histol. Beitr. Hft. 5. S. 95—124. Jena.

1894. 51. The periodic reduction of the number of chromosomes in the life-history of living organisms. Ann. of Bot. Vol. VIII.

52. Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centralbl. Bd. XIV. S. 817—838. 849—866.

1895. 53. Karyokinetische Probleme. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVIII. S. 151—204. Taf. II—III.

1897. 54[1]). Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. PRINGSH. Jahrb. Bd. XXX. S. 197—220. Taf. XVII—XVIII.

55[1]). Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. S. 221—251.

56[1]). Über Befruchtung. PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. S. 252—268.

57. (Zusammen mit MOTTIER.) Über den zweiten Teilungsschritt in Pollenmutterzellen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XV. S. 327—332. Taf. XV.

1898. 58. Die pflanzlichen Zellhäute. PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI. S. 511—598. Taf. XV—XVI.

1899. 59. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histol. Beitr. Hft. 6. 224 S. 4 Taf. Jena.

1900. 60. Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. Bd. XX. S. 657—665, 689—731, 753—785. 1 Fig.

61. Einige Bemerkungen zur Frage nach der »doppelten Befruchtung« bei den Angiospermen. Bot. Ztg. Bd. LVIII. Abt. 2. Spalte 293—316.

1901. 62. Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVI. S. 493—610. Taf. XIV—XV.

63. Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei Asclepias. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XIX. S. 450—461. Taf. XXIV.

64. Über Befruchtung. Bot. Ztg. Bd. LIX. Abt. 2. Spalte 353—368.

1902. 65. Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum und phylogenetische Erörterungen. PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVII. S. 477 bis 526. Taf. IX—XI.

66. Die Siebtüpfel der Coniferen in Rücksicht auf ARTHUR W. HILLS soeben erschienene Arbeit: "The histology of the Sieve-Tubes of Pinus". Bot. Ztg. Bd. LX. Abt. 2. Spalte 49—53.

1904. 67. Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschließenden Erörterungen. Festschrift f. HAECKEL. Denkschr. med.-naturw. Gesellsch. Jena. Bd. XI. S. 1—16. Taf. I—II.

68. Über Reduktionsteilung. Sitzber. Berliner Akad. d. Wissensch., physik.-math. Kl. Bd. XVIII. S. 587—614. 9 Fig.

69. Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI. S. 88—164. Taf. I—IV.

1905. 70. Die Samenanlage von Drimys Winteri und die Endospermbildung bei Angiospermen. Flora. Bd. XCV. S. 215—231. Taf. VII—VIII.

71. Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse und Erörterungen. PRINGSH. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XLII. S. 1—71. Taf. I.

72. Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung. 68 S. 34 Fig. Jena.

1906. 73. Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen. Bot. Ztg. Bd. LXIV. Abt. 2. Spalte 1—7.

74. Die Ontogenie der Zelle. Progressus rei botanicae. Bd. 1. S. 1—138. 40 Fig.

---

[1]) Diese drei Arbeiten gehören zu dem Sammelwerk: Cytologische Studien aus dem Bonner Botanischen Institut. Hierzu noch eine »Begründung der Aufgabe«. PRINGSH. Jahrb. Bd. XXX. S. 1—4.

1906. 75. Zu dem Atropinnachweis in den Kartoffelknollen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XXV. S. 598—600.

76. Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLIII. S. 580—628. Taf. III—V.

1907. 77. Apogamie bei Marsilia. Flora. Bd. XCVII. S. 123—191. Taf. III—VIII.

78. Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLIV. S. 482—555. Taf. V—VII. 1 Fig.

1908. 79. Einiges über Characeen und Amitose. Festschrift für Wiesner. S. 24—47. Taf. I. Wien.

80. Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLV. S. 479—570. Taf. I—III.

1909. 81. The minute structure of cells in relation to heredity. In: »Darwin and modern science« Cambridge. S. 102—111.

82. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beitr. Hft. 7. 124 S. 3 Taf. Jena.

83. Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen Mercurialis annua-Pflanzen. Zeitschr. f. Bot. Bd. I. S. 507—525. Taf. IV.

84. Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XXVII. S. 511—527.

85. Die Chromosomenzahlen der Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. Festschrift für Treub. Ann. jard. bot. Buitenzorg. 3. supplém. S. 13—18. 3 Fig.

1910. 86. Chromosomenzahl. Flora. Bd. C. S. 398—446. Taf. VI.

87. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLVII. S. 245—288. Taf. VII—X.

88. Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLVIII. S. 427—520. Taf. IX—X.

1911. 89. Kernteilungsbilder bei der Erbse. Flora. Bd. CII. S. 1—23. Taf. I.

90a. Spezielle Morphologie der Coniferen. Sammelreferat in Botan. Jahresber. 1873. S. 201—207.

90b. Desgl. der Cycadeen, Coniferen und Gnetaceen. Botan. Jahresber. 1874. S. 471—473. 1875. S. 410—419. 1876. S. 424—431.

90c. Desgl. der Gymnospermen. Bot. Jahresber. 1877. S. 339—344.

91. Das botanische Practicum. 1. Aufl. 1884. XXXVI + 664 S., 182 Fig.; 2. Aufl. 1887, XXXVI + 686 S., 193 Fig.; 3. Aufl. 1897, XLVIII + 740 S., 221 Fig.; 4. Aufl., L + 772 S., 230 Fig. Jena.

92. Das kleine botanische Practicum. 1. Aufl. 1884, VIII + 286 S., 114 Fig.; 2. Aufl. 1893, VIII + 228 S., 110 Fig.; 3. Aufl. 1897, VIII + 246 S., 121 Fig.; 4. Aufl. 1902, VI + 252 S., 128 Fig.; 5. Aufl. 1904, VIII + 256 S., 128 Fig.; 6. Aufl. 1908. VIII + 258 S., 128 Fig. Jena.

93. Bonner Lehrbuch (zusammen mit Noll, Schenck, Schimper, später mit Jost, Schenck, Karsten). 1. Aufl. 1894, VI + 558 S., 577 Fig.; 2. Aufl. 1895, VI + 556 S., 594 Fig.; 3. Aufl. 1898, VIII + 570 S., 617 Fig.; 4. Aufl. 1900, VIII + 588 S., 667 Fig.; 5. Aufl. 1902, VIII + 564 S., 686 Fig.;

93. 6. Aufl. 1904, VIII + 592 S., 741 Fig.; 7. Aufl. 1905, VIII + 598 S., 752 Fig.; 8. Aufl. 1906, VIII + 628 S., 779 Fig.; 9. Aufl. 1908, VIII + 628 S., 782 Fig.; 10. Aufl. 1910, VIII + 652 S., 782 Fig.; 11. Aufl. 1911, VIII + 646 S., 780 Fig.

Populärer Natur oder in populären Zeitschriften erschienen sind die Aufsätze:

94. Botanische Streifzüge an der Riviera. Deutsche Rundschau. 1893.
95. Streifzüge an der Riviera. 1. Aufl. 221 S. Berlin 1895; 2. Aufl. 481 S., 87 Fig. Jena 1904.
96. Blumen im Hochgebirge. Deutsche Rundschau. 1896.
97. Die Hohe Tatra. Deutsche Rundschau. 1897.
98. Die Dauer des Lebens. Deutsche Rundschau. 1898/99.
99. Unserer lieben Frauen-Mantel (Alchimilla). Eine phylogenetische Studie. Naturw. Wochenschr. N. F. Bd. IV S. 49—56.. 1905.
100. Der feinere Bau der Zellen und die Erblichkeit. Neue Weltanschauung. III. S. 12—19. 1910. (Übersetzung von 81.)

L' apparato mitocondriale nelle cellule dell' epitelio pigmentato della retina.

Per

Emerico Luna.
Aiuto e Professore incaricato di Istologia generale.

(Dall' Istituto di Anatomia umana normale della R. Università di Palermo
Direttore Prof. R. Versari.)

Con tavola I.

In una nota precedente ho riferito brevemente i primi risultati di una serie di ricerche sull' apparato mitocondriale nell' epitelio pigmentato della retina e sulla sua probabile funzione[1]). Riferirò ora più ampiamente i risultati ottenuti.

Nel complesso dei fenomeni che si svolgono dentro l'elemento cellulare, i mitocondri rappresentano indubbiamente un fattore di primissimo ordine, come è dimostrato dalle ricerche che si son venute sempre più ampliando, specialmente in questi ultimi anni. Così si esprime il PRENANT sull' argomento: »Pour la plupart des cytologistes les mitochondries font partie intégrante de la constitution du cytoplasme et en sont même la partie fondamentale. La mitochondrie est un organe primitif et essentiel de la cellule (BENDA, MEVES, DUESBERG, SIÖVAL, VAN DURME, CHAMPY). C'est, dit HEIDENHAIN, un histomère au même titre que le chromiole et le centriole. Cette essentialité des mitochondries resulte de leur constance, de leur permanence, du rôle considérable qu'elles jouent dans les manifestations de l'activité cellulaire. On accorde ainsi aux mitochondries les mêmes qualités qui ont fait élever le centrosome au rang d'un organe essentiel de la cellule.« BENDA, MEVES, DUESBERG, GIGLIO TOS etc. hanno ammesso la trasmissione ereditaria del condrioma da cellula a cel-

1) E. LUNA: L'apparato mitocondriale nelle cellule dell' epitelio pigmentato della retina. Arch. di Anat. patol. e Sc. affini. 1911.

lula. Ma si è andati più in là: Meves non ha esitato a considerare i mitocondri come i trasmettitori dei caratteri ereditari, e considera quelli che egli ha trovato nei primi tempi dello sviluppo embrionale come ereditati dal padre e dalla madre e provenienti dallo spermatozoide e dall' ovulo. Arnold più recentemente ha avanzata l'ipotesi che il condrioma sia destinato a trasportare materiali di diversa natura, come grasso, glicogeno, ferro. E finalmente ricordo le ricerche di Regaud, Mawas etc. sull' importanza del condrioma nei processi di secrezione.

Esporrò ora brevemente i risultati delle mie ricerche sui mitocondri dell' epitelio pigmentato della retina, facendo precedere la tecnica seguita, che è, tranne qualche lieve modificazione, quella consigliata dal Regaud.

Piccole porzioni del segmento posteriore del globo oculare vengono fissati per tre giorni nella miscela costituita da cc. 100 di una soluzione acquosa di bicromato di potassio al 3%, da cc. 20 di formalina e da 5—10 gocce di acido acetico; indi vengono cromizzati per 10 giorni in una soluzione di bicromato di potassio al 3%, che si ha cura di rinnovare ogni tre giorni. Successivamente: lavaggio per 24 ore in acqua corrente, serie degli alcool, xilolo, paraffina. Le sezioni di μ 4—5 ,vengono tenute per 24 ore (alla stufa di 30°) in una soluzione al 4% di allume di ferro, più volte ed accuratamente filtrata, e, dopo brevissimo lavaggio in acqua distillata, si colorano per 24 ore in una soluzione di ematossilina, preparata di recente mettendo insieme un cent. cubico di una antica soluzione di ematossilina alcoolica (10% in alcool a 95°) con nove centimetri cubici di acqua distillata. Successivamente: lavaggio in acqua corrente per 2—5 minuti, e differenziazione in una soluzione di allume di ferro all' 1%. È necessario sorvegliare attentamente la differenziazione. Io uso immergere nello stesso momento una dozzina di vetrini nella soluzione di allume di ferro, e poi li levo successivamente a brevi intervalli l'uno dall' altro. Indi lavaggio in acqua corrente per 30 minuti ed anche più, alcool, xilolo, balsamo. Le mie ricerche riguardano più specialmente la retina di *Bufo*; però esse sono state estese anche ad altri animali.

L'epitelio pigmentato della retina di *Bufo vulg.* è costituito da uno strato di cellule alte, nelle quali si riconosce facilmente una cupola protoplasmatica ed una base pigmentata. Per la fine struttura di tali cellule e per la ricca bibliografia che si ha sull' argomento, rimando al mio lavoro precedente sulla retina dei vertebrati[1]). Dirò semplicemente che in esse si riscontrano, oltre a grosse bolle lipoidi ed a granuli aleuronoidi (proba-

---

[1]) E. Luna: Ricerche istologiche ed istochimiche sulla retina dei vertebrati. Arch. di Anat. patol. e Sc. affini. 1911.

bilmente lipoproteici), anche dei lipoidi diffusi, che col Sudan danno al protoplasma una colorazione orange pallido. Sottoponendo l'epitelio al sopraricordato metodo di tecnica pei mitocondri, si nota nelle cellule la presenza di numerosi brevissimi bastoncini ed anche di minuti granuli, i quali vengono colorati intensamente dall' ematossilina. Essi sono situati nella zona della cellula volta verso la coroide, mentre nella base pigmentata si hanno bastoncini e granuli di fuscina, di lunghezza variabile. I bastoncini ed i granuli colorati dall' ematossilina sono di natura mitocondriale; essi difatti hanno l'aspetto dei mitocondri, vengono colorati dall' ematossilina col metodo Regaud, e nei pezzi fissati in miscele contenenti alcool ed abbondante acido acetico non si mettono in evidenza od appaiono solo in qualche punto isolato e sempre deformati.

I mitocondri bacillari sono in numero considerevole; essi si presentano come esili bastoncini, col maggior asse disposto parallelamente all' asse longitudinale della cellula; solo eccezionalmente, in vicinanza della lamina vitrea della coroide, si hanno bastoncini disposti trasversalmente (fig. 1). Le dimensioni sono variabili; ma in linea generale si avvicinano a quelle dei filamenti di fuscina. Quà e là si trovano anche granuli mitocondriali; questi però sono molto più abbondanti e rappresentano quasi da soli l'apparato mitocondriale nelle cellule le quali sono state colpite dal taglio un pò obliquamente: in tal caso anche il pigmento retinico non appare più prevalentemente in forma di bastoncini, ma come minuti granuli (fig. 2). I bastoncini ed i granuli mitocondriali si trovano spesso addensati in grande quantità attorno a dei corpi, più o meno rotondeggianti, alle volte bernoccoluti, o a forma di biscotto, colorati intensamente dall' ematossilina, e che sono i granuli aleuronoidi o lipoproteici; qualche bastoncino è anche situato alla periferia del nucleo (fig. 3).

Come ho già detto, l'apparato mitocondriale è situato prevalentemente nella zona verso la coroide; nella base pigmentata si hanno invece i granuli di fuscina. Fra le due zone resta una zona intermedia nella quale si hanno tanto granuli di fuscina quanto bastoncini mitocondriali. Come si vede dunque le due zone estreme passano insensibilmente l'una nell'altra nella parte mediana della cellula, od in altri termini, a procedere dalla parte che guarda la coroide verso la base pigmentata, si incontrano dapprima mitocondri, indi mitocondri e fuscina, e finalmente fuscina.

Sparse per la superficie della cellula si notano, quando la differenziazione non è completa, delle macchie che si tingono debolmente con l'ematossilina: sul loro significato non ho elementi sufficienti per emettere alcun giudizio (fig. 4).

Ho esaminato l'epitelio pigmentato anche in altri animali, e special-

mente in *Columba livia* mi è stato possibile apprezzare delle particolarità che ricordano la disposizione che si ha nel *Bufo* e che sono fedelmente riprodotte nella fig. 6.

Le osservazioni da me fatte ci permettono di affermare che esiste una stretta relazione tra i mitocondri ed i bastoncini di fuscina. Tanto gli uni quanto gli altri hanno la forma di granuli o di piccoli bastoncini, i quali nella fuscina sono pigmentati. Tra i mitocondri della cupola e la fuscina della base non si ha un limite netto; esiste, come ho già detto, una zona intermedia, nella quale si hanno le due formazioni insieme; anzi a questo livello i mitocondri assumono dei caratteri morfologici e tintoriali tali per cui in qualche caso è impossibile stabilire se siamo di fronte all' una od all' altra formazione. Tutto questo ci porta a pensare che i mitocondri, elaborati nella zona volta verso la coroide, progredendo verso la base pigmentata, si carichino della sostanza che rappresenta il pigmento retinico: essi cioè sarebbero i portatori della fuscina. E poichè questa, com' è noto, si consuma continuamente sotto l'azione della luce, si avrebbe continuamente una elaborazione di mitocondri nella parte basale della cellula. Come questa produzione avvenga, non è possibile stabilire; per il fatto però che i granuli mitocondriali situati all' estremo limite coroideo della cellula sono più addensati attorno ai globi aleuronoidi, i quali, d'altro lato, assumono col Regaud quella tinta turchino-nera che è caratteristica pei mitocondri, si può avanzare l'ipotesi che questi globi intervengano in qualche modo nel processo di elaborazione anzidetto.

Le cellule dell'epitelio pigmentato della retina, secondo quanto son venuto esponendo, si potrebbero considerare come cellule secernenti vere e proprie, il di cui prodotto di elaborazione sarebbe rappresentato dalla fuscina. Interverrebbe attivamente in tale processo di secrezione il condrioma, così come esso, secondo alcuni Autori almeno, prende parte attivamente nel processo secretivo di alcune glandole. Com' è noto difatti per le ricerche di Regaud, di Regaud e Mawas etc. i mitocondri nelle cellule secernenti si trasformerebbero in granuli di secrezione. In questi casi però, più che di un vero processo di trasformazione, si tratterebbe di una fissazione elettiva, sui mitocondri, delle sostanze che costituiscono i prodotti di secrezione: i mitocondri sarebbero, per così dire, degli electosomes (Renaut). A queste ricerche bisogna aggiungere quelle di Champy, Policard, Fiessinger, Mayer ed altri, che ammettono una vera e propria trasformazione diretta ed integrale dei mitocondri in granuli di secrezione.

Da quanto son venuto esponendo, credo di poter venire alle seguenti conclusioni:

1. Le cellule dell' epitelio pigmentato della retina si debbono considerare come vere cellule di secrezione, il prodotto ultimo delle quali è rappresentato dalla fuscina.

2. In esse è molto ben evidente un condrioma, rappresentato da esili bastoncini e granuli, i quali sono situati prevalentemente nella zona volta verso la coroide.

3. È probabile che i mitocondri, progredendo verso la zona pigmentata, si carichino della sostanza che rappresenta il pigmento retinico e che nel processo di riparazione che segue alla perdita del pigmento, intervengano in qualche modo i granuli aleuronoidi.

Dopo la pubblicazione della mia nota preventiva e quando il presente lavoro era già pronto per le stampe, sono apparsi i lavori di Szily (Arch. f. mikr. Anat. 1911) e di Levi (Arch. ital. di Anat. e di Embriol. 1911) sull' epitelio pigmentato della retina. Levi riporta estesamente le mie ricerche pubblicate nella nota preventiva; egli descrive il condrioma negli embrioni di pollo, ma non gli riconosce alcuna importanza nella genesi del pigmento. Szily non è a conoscenza della mia nota preventiva; i suoi risultati confermano pienamente le mie conclusioni; quest' A. di fatti ammette che i bastoncini di fuscina siano preceduti nella loro formazione da bastoncini (che egli interpreta come cromidii), i quali in seguito si caricano di pigmento.

Bibliografia.

1. Arnold. Supravitale Färbung Mitochondrien-ähnlicher Granula. An. Anz. 1908.
2. Benda. Verh. d. phys. Gesellschaft. Berlin 1897.
3. —— Die Mitochondria; Ergeb. d. Anat. u. Entwickl. 1903.
4. Champy. A propos des mitochondries des cellules glandulaires etc. C. R. Soc. Biol. 1909.
5. —— Mitochondries et corps chromatoïdes des spermatogonies des anoures. Ibid. 1909.
6. —— Sur la structure de la cellule absorbante de l'intestin. Ibid. 1909.
7. Duesberg. Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et les chondriosomes des cellules embryonnaires. An. Anz. 1910.
8. Fiessinger et Lyon-Caen. Les modifications et les altérations du chondriome chez les Mammifères. C. R. Soc. biol. 1910.
9. Giglio Tos e Granata. I mitocondri nelle cellule seminali maschili di *Pamphagus marm.* Biologica. 1908.
10. Luna, E. Ricerche istologiche ed istochimiche sulla retina dei vertebrati. Arch. di anat. patol. e Sc. affini. 1911.
11. —— L'apparato mitocondriale nelle cellule dell'epitelio pigmentato della retina. Arch. di anat. patol. e Sc. affini. 1911. (Nota preventiva.)

12. Mayer, Ratherg, Schaeffer. Sur les propriétés des granulations ou mitochondries de la cellule hépatique normale. Soc. de biologie. 1910.
13. Mewes. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. 1908.
14. Policard. C. R. Soc. biol. 1905—10.
15. Prenant. Les mitochondries et l'ergastoplasme. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1910.
16. Regaud. C. R. Soc. biologie. 1908—1909.
17. Regaud et Mawas. Sur la structure du protoplasma (Ergastoplasme, Mitochondries, Grains de ségrégation) dans les cellules séro-zygmogènes des acini etc. C. R. Ass. Anat. 1909.
18. —— Sur les mitochondries des glandes salivaires. C. R. Soc. biol. 1909.
19. —— Ergastoplasme et mitochondries dans les cellules de la glande sous-maxillaire de l'homme. C. R. Soc. biol. 1909.

Spiegazione delle figure.

Fig. 1—5. Cellule dell' epitelio pigmentato di *Bufo vulgaris*. Met. Regaud. Oc. 3. Ob. $^1/_{12}$ imm.

Fig. 6. Idem di *Columba livia*. Met. ed ingr. come sopra.

Fig. 1a.



Fig. 2a.



Fig. 3a.



Fig. 4a.



Fig. 5a.



Fig. 6a.



Luna del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

A Study of Chromosomes and Chromatin Nucleoli in Euschistus crassus.

By

Katharine Foot and **E. C. Strobell.**

With plates II—IV.

When an attempt is made to formulate hypotheses from given facts such hypotheses are challenged by any variations in the facts that are inconsistent with the theories, and these variations demand at least a plausible explanation. Merely an autocratic denial of such variations or setting them aside as pathological or due to faulty technique is not enough to satisfy the unprejudiced observer.

The fact that students of the structures of the cell hold such diametrically opposed views as to their possible fundamental significance and that facts in evidence of these opposing views can be demonstrated in the same material would seem to be proof of great variability shown by the structures themselves as well as a great diversity in the point of view from which they are attacked. This is true of the chromosomes which have given rise to as much controversy as many a theological tenet having at one extreme their orthodox adherents who have faith in their causal nature and at the other extreme the skeptic who believes they are simply the expression, not the cause of cell activities. The latter gives full value to all structural variations which it would seem ought not to exist if the claims for the causal nature of the chromosomes are valid; such facts as a difference in the number of chromosomes in closely allied species — differences in the behavior of the chromosomes in closely allied species — inconstancy in the number of chromosomes even in the same individual of a given species — inconstancy in the form of the chromosomes in the same individual — inconstancy in the relative size of the chromosomes in the same individual and inconstancy

in the behavior of the chromosomes in the same individual. In fact the fundamental importance of mitosis itself has been challenged by those students of amitosis who claim that its function in development is as vital as that of mitosis. The orthodox adherents of the hypothesis of the continuity of the chromosomes have attempted to cancel the evidence furnished by amitosis by denying its existence altogether, or when this is impossible, by claiming it is found only in cells destined to degenerate, and claiming further that amitotic division is never followed by mitotic. These views are held by many in spite of the important data furnished by careful observers who have made a study of amitosis in forms especially favorable for its demonstration.

The question of amitosis like some other cytological problems has given rise to two distinct groups of cytologists and there is an interesting and significant point of difference between the two. One group is so impressed by their belief in the causal significance of mitosis, that even when they find amitosis occurring in the same life cycle with mitosis they feel justified in ignoring amitosis and claiming that mitosis is the sole method of development. The second group on the contrary, does not exalt one method at the expense of the other but when both mitosis and amitosis are found in the same life cycle, does not overlook nor ignore mitosis but claims equal consideration for both methods, believing each has its share in development. It is quite evident that the difference in the conclusions of these two groups is due to the degree of fundamental importance each group attaches to morphological expressions in the cell. This point of difference has been in evidence in every controversy over every organ of the cell, and has driven cytologists to resort to strained explanations in order to account for such structural variations as seem to embarrass theoretical assumptions.

It has been frequently demonstrated that although a definite number of chromosomes may be characteristic of a species, occasionally a variety is found in which the number is above or below the typical, and this irregularity has been explained hypothetically by assuming a fusing or a separating of two or more chromosomes as the case may demand. By such a procedure any variation in the number of chromosomes could be readily accounted for, and the chromosome theories remain unhampered, to those who are satisfied with such a solution of the difficulty. To those of us, however, who do not believe in the causal nature of the chromosomes, any forced explanation of facts that are inconsistent with the chromosome theories is unnecessary. We believe these facts are in harmony with all other organic variations, that owe their origin to forces

of which we are at present ignorant, forces we do not expect to find in the cell as organs that are determining factors.

In the present paper we shall demonstrate three structural features in the cells of *Euschistus crassus* which differ markedly from those hitherto found to be characteristic of other members of this genus. Briefly summarized, these variations are as follows:

First — In the resting spermatocytes there are two chromatin nucleoli instead of one, and four of the chromosomes are evolved from these two nucleoli instead of two chromosomes developing from one nucleolus as is typical of other *Euschistus* species.

Second — There is a large chromatic nucleolus in the germinal vesicle, a feature we have been unable to demonstrate by the same technique in other *Euschistus* species.

Third — The number of somatic chromosomes typical of *Euschistus crassus* is twelve instead of fourteen, the number characteristic of many other *Euschistus* species.

Material.

The material used for our work on *Euschistus crassus* was collected in Southern Pines, North Carolina by Mr. A. H. Manee, and living specimens were forwarded to us at intervals during the spring and summer. Some of the mature specimens were killed at once, while others were reserved for breeding in the laboratory. We succeeded in raising a large number of these insects, thus securing practically an unlimited supply of all the stages selected for investigation.

The photographs we have chosen to illustrate this paper were selected from one hundred and twenty-four taken during the past few months as a record of our work on *Euschistus crassus*. In addition to these we have one hundred and seventeen photographs of other forms taken during the same period. This photographic work perhaps suggests a time consuming occupation but as a matter of fact these photographs can be taken with very little interference with the routine laboratory work.

We keep a simple vertical camera, with a microscope used exclusively for photography, set up ready for use in one of our laboratory windows. At convenient moments a preparation can be transferred to this microscope and photographed in a very few minutes, thus half a dozen photographs can be taken at odd moments during the morning's work, and these exposed plates can be developed at some convenient time, or this part of the work can be done by any experienced photographer.

We have found it convenient to send lots of two dozen exposed plates to be developed and printed outside the laboratory. Our simple method of focussing having practically overcome the element of uncertainty in securing an accurate focus, we do not find it necessary to verify the focus of one negative before setting up another preparation.

In series of photographs conveniently filed we have a most useful laboratory asset. In a few years, or even months, most preparations fade and are useless, whereas every good photograph is a record that is valuable for a life-time, transforming perishable preparations into practically imperishable records.

We have now over three thousand photographs, representing thirteen different forms and a large proportion of these are of chromosome groups in which every chromosome is present. It is evident that such a collection is invaluable for exact comparison, compelling an appreciation of any variation shown by the chromosomes at a given stage of development. Further, such variations are seen to be in keeping with variations in other cell structures, and this makes one very cautious in accepting theories that demand that such variations be set aside as pathological or artificial.

The photographic reproductions of this paper are bromide prints from our own negatives. We use this method of reproduction because we believe it is the only one that insures to the photograph the advantages that are claimed for it over other methods of illustration. The most important advantage claimed for the photograph over a drawing is the elimination of the personal equation, thus prohibiting the all unconscious accentuation of questionable details, and preventing the giving to some structures a reality they do not possess, except in the brain of the sympathetic observer. This is impossible in an untouched photograph, but a method that can be manipulated either in the print or the reproduction has no advantage over a drawing. Photographs can be attractively reproduced by the half tone method, but we abandoned the use of this method some years ago, because we found that in spite of every caution it is almost impossible to prevent the engraver from manipulating the copper plate. It is their custom to sharpen or soften details, as the case requires, and this practically reduces the scientific value of the photograph to the level of a drawing.

Chromatin Nucleoli.

One of the important points in which *Euschistus crassus* shows a marked variation from other species of *Euschistus*, is the presence of

two relatively large chromatin nucleoli in the first spermatocyte, instead the one of nucleolus usually found in this group. In a former paper we gave the results of a count of 625 cells in a small area of a testis of *Euschistus variolarius*, 591 of these cells had one nucleolus, 27 had two nucleoli and 7 three nucleoli, and in the six species of *Euschistus* we have studied, one chromatin nucleolus seems to be typical for the first spermatocyte. The photographs of plate II demonstrate that two chromatin nucleoli are distinctive of the first spermatocytes of *Euschistus crassus*. The photos of this plate further demonstrate that not only the so-called sex chromosomes, but also a pair of the so-called "ordinary chromosomes" are evolved from a similar chromatic nucleolus.

The upper nucleolus in the cell, shown in photo 8 is apparently giving rise to the two idiochromosomes, for it is breaking down into two unequal parts. Photos 1, 2, 7—10 and 19 and 20 show that the two nucleoli present in this form are nearly equal in size, indicating that the second nucleolus probably gives rise to the pair of "ordinary chromosomes" most closely related in size to the idiochromosomes. There are three nucleoli in photo 6, and photos 11—16, but in all these cases the two small ones are almost equal in size, and together are equivalent in size to the larger nucleolus, this indicating that each of the small nucleoli probably gives rise to one of the two "ordinary chromosomes", which are as a rule developed from a single nucleolus.

Photo 18 shows both the idiochromosomes and the pair of "ordinary chromosomes" already formed from the two chromatin nucleoli. The upper pair is evidently the two idiochromosomes, and the lower pair the "ordinary chromosomes", the latter showing a transverse constriction probably indicating the first plane of division of this pair of "ordinary chromosomes". This photograph shows that one member of this pair is larger than the other, but if this inequality in size is typical, it has not been possible to demonstrate it in later stages. Photo 17 shows a large nucleus with three nucleoli. It is impossible to determine whether the third nucleolus means that a second pair of "ordinary chromosomes" is to be developed from the third nucleolus or whether the presence of this third nucleolus merely represents superfluous chromatin.

It is evident from the preparations of plate II that in these cells no additional nucleolus (achromatic plasmosome) is in evidence. Its absence in these photographs is as conspicuous as in those of other Hemipteran spermatocytes we have studied, and we may add that this is true for all of the *Euschistus* species we have thus far studied, but in view of the fact that other investigators of these forms insist that such

4*

a structure is constantly present, we would maintain our former reserve on this point. Of its absence in our smear preparations of *Euschistus variolarius*, we wrote ('09): "We have not been able to demonstrate its presence at any stage of the growth -period of the spermatocytes. In sections we often find faintly staining areas that might be interpreted as an achromatic nucleolus, but in view of the possibility of artefacts in such preparations, we hesitate to interpret them as true nucleoli, unless we can support the interpretation in our smear preparations. Until this point can be settled we are not justified in drawing any conclusions from the obvious difference in type between the nucleoli in the male and female cells of *Euschistus*." Pg. 223.

That Montgomery's ('11) identification of an achromatic nucleolus in the spermatocytes of *Euschistus variolarius* is due to any superiority of his technique we can hardly believe, for the reason that our technique is able to demonstrate details that he says he is unable to differentiate. We have a number of photographs of *Euschistus variolarius* (30 in all) in which the large idiochromosome is clearly identified at the metaphase, the stage at which Montgomery states, 'It can no longer be distinguished from the Autosomes." Pg. 757. Further, we have had no difficulty in demonstrating achromatic nucleoli in the oöcytes, and we therefore find it impossible to accept as adequate the explanation that their absence in our preparations of the spermatocyte is due to defective technique.

The photos of plate II demonstrate that no achromatic nucleolus is present in our preparation of the first spermatocytes of *Euschistus crassus*. The point of interest in this form is the fact that the so-called sex chromosomes are not the only chromosomes formed from a chromatic nucleolus, but another pair of chromosomes is also formed from a second nucleolus. This would seem to challenge a too serious consideration of this structural feature associated almost universally with the so-called sex determining chromosomes, and which has been one factor tending to set these chromosomes apart as fundamentally unique. The fact that a second nucleolus gives rise to a pair of so-called "ordinary chromosomes" is certainly a striking bit of evidence for homologizing the chromatin nucleolus of the spermatocytes with "the nucleolus which in some form is said to give rise to all the chromosomes". Foot and Strobell '10.

A further point of interest in *Euschistus crassus* is the fact that in the germinal vesicle a large chromatin nucleolus is present (plate IV), a structure that is conspicuously absent in other *Euschistus* species. It is demonstrated in the early leptotène stage of photo 54, but in earlier

stages of the growth period it is very rarely differentiated, we may say, that typically it does not appear until a rather late stage of the growth period, in this particular resembling the chromatic nucleolus (secondary nucleolus) of *Allolobophora foetida.* FOOT & STROBELL ('09)[1].

There is no evidence that this chromatin nucleolus in the germinal vesicle of *Euschistus crassus* contributes to the formation of the chromosomes, as the chromatic thread and the chromatic nucleolus seem to develop concomitantly and not one at the expense of the other. Photos 54—57.

We have here a further example of the inconstancy in the relation between the nucleolus and the chromosomes. We have undoubted evidence that in many forms the chromosomes are evolved from a part or all of a substance which at one phase of development appears as a nucleolus, whereas in other forms the two structures appear to be entirely independent.

In *Euschistus crassus* we find this variability shown in the same form; in the spermatocytes four chromosomes arising from two chromatic nucleoli and in the oöcytes the chromatic nucleolus and the chromosomes appearing to be quite independent structures. It is difficult to harmonize such variability in the structural expressions of the cell with the theories that would seem to demand a rigid adherence to a definite mode of expression.

Chromosomes.

Photographs 21—35, plate III, demonstrate that the two spermatocyte divisions of *Euschistus crassus* show the same phenomena as other *Euschistus* species.

The behavior of the so-called sex determining pair of chromosomes (idiochromosomes) is typical. Each idiochromosome dividing individually in the first division (photos 24—29) and the resulting two halves separating in the second division (photos 30—35).

In determining the plane of division of the chromosomes, it is a question whether the form of the chromosome either at metaphase or prophase is a trust-worthy guide. But as we seem to have no other morphological clue and this evidence is accepted when it does not clash

[1]) In addition to *Euschistus crassus* we have found a similar chromatin nucleolus in the growing oöcytes of a species of Liotropis which we have not yet had identified. In this form it is clearly differentiated in the very young oöcytes, before the beginning of the great growth period.

with theoretical prejudice, we may at least call attention to the evidence in *Euschistus crassus* for the consideration of those who regard the plane of division of the chromosomes as fundamentally important. Frequently the evidence at the prophase is diametrically opposed to that of the metaphase and in these cases the facts observed at the prophase would seem to be more reliable, as the chromosomes are less condensed and their structural details are more clearly defined. This is illustrated in the apparent longitudinal division of the large chromosome in the first division of photos 24—28 while in photo 22, on the contrary, the same chromosome is in the form of a ring, separating transversely at two points and each half showing a longitudinal split presumably foreshadowing a longitudinal division in the second spindle. In spite then of the evidence of a longitudinal division given in photos 24—28 the prophases shown in photos 21 and. 22 apparently justify us in concluding that the first division of this chromosome is transverse.

Even if we are satisfied that the plane of division can be definitely determined at the prophases, the interpretation of the plane can still be a matter of controversy. For example, those who would harmonize the method of reduction of the "ordinary chromosomes" with that of the idiochromosomes can assume that the longitudinal split in the ring of photo 22 indicates the line of an earlier parallel conjugation, and that therefore its second division separates "univalents". Such an interpretation by those who believe that one division is reducing and the other equal involves the assumption that the first division of this chromosome must be equational, an assumption that is challenged by the evidence of its transverse division demonstrated in photos 21 to 23.

If we are to give consideration to the prophase stages of the idiochromosomes, the evidence points to a longitudinal division of the large idiochromosome and a transverse division of the small idiochromosome. The two idiochromosomes are shown on the right periphery of photo 22, the large one having a longitudinal split and the small one a transverse split. This is again demonstrated in the prophase of photo 23. The two idiochromosomes are in contact on the left periphery, the large one showing a longitudinal split while the cleft of the small one is at right angles to this and divides the small idiochromosome transversely[1]). As stated above, we realize that the form of the chromosomes, even at the prophase, does not offer infallible evidence as to the plane of division

[1]) If the printing of the plate is a little too dark, these clefts may be obscured, but they are present in the negatives.

but this evidence may be of interest merely because it is out of harmony with certain theoretical considerations.

If the plane of division is a matter of fundamental importance for the X and Y chromosomes, logically the plane of division of ordinary chromosomes should receive equal consideration and this leads us to conclusions that appear to be inconsistent with certain hypothetical assumptions.

If the first division of the ordinary chromosomes separates so-called pure male and female univalents then the two sister cells (second spermatocytes) must always have unlike ordinary chromosomes — unlike as to these chromosomes while they are alike as to the X and Y chromosomes.

If we express this difference by the usual method of designating "univalents" by the letters of the alphabet, we may say that one sister second spermatocyte of *Euschistus crassus* can have A. C. E. G. I. X. Y. and the other sister second spermatocyte B. D. F. H. J. X. Y. These relations can be changed unless definite chromosomes are always destined to the same pole; but reversing their positions in this regard does not alter the end result — that the sister cells of the first division are always unlike as to the ordinary chromosomes. The second division, on the contrary, gives two sister cells (spermatids) that are alike as to the ordinary chromosomes but unlike as to the sex chromosomes. Following the above formula, the 4 spermatids resulting from the two maturation divisions may be as follows: One of the two so-called female producing spermatids may have chromosomes A. C. E. G. I. X., and the other female producing spermatid B. D. F. H. J. X. One of the two so-called male producing spermatids will have chromosomes A. C. E. G. I. Y. and the other male producing spermatid B. D. F. H. J. Y. In order to keep this relation constant for every quartette of spermatids, it is necessary to assume that in both divisions definite chromosomes always go to a definite pole, though as stated above reversing their positions cannot alter the end result — that the spermatids of the same sex are unlike for the ordinary chromosomes. Thus if we are looking for a chromosomal difference between the male and female spermatozoa, we find it much more pronounced between the two spermatids of the same sex than between the two of the opposite sex.

We may juggle the chromosomes as we will, but as long as it is assumed that the first division separates pure male and female univalents and the second division halves them, the above conclusion seems inevitable. And further, if the pretension is made that any one of the

chromosomes is the carrier of the sex determinant it must be the Y chromosome for the male and the X for the female, as Y is the only chromosome that is in both the so-called male producing spermatozoa and X is the only chromosome that is in both the so-called female producing spermatozoa.

If in consideration of the fact that in many forms there is no Y chromosome, we place the male determinant in one of the ordinary chromosomes, this encounters the serious objection that no one ordinary chromosome can be in both the so-called male producing spermatids. If we assume, for example, that it is in chromosome A, it can be in only one of the two male producing spermatids while the other A chromosome is in one of the two female producing spermatids. If in order to insure the presence of the male determinant in both male producing spermatids, we assume it is in both chromosomes of a pair (in A and B for example) then a male determinant is not only in both so-called male producing spermatozoa but also in both so-called female producing spermatozoa.

We escape some of these difficulties in the many forms in which the X chromosome fails to divide in the first division instead of in the second, for in these cases the spermatids of one sex have like ordinary chromosomes and the male sex determinant can be hypothetically placed in any one of the ordinary chromosomes, but it must be further assumed that this male chromosome must never go to the same pole with the X (female) chromosome.

The fact that in some closely related forms the four spermatids resulting from the two divisions differ so radically in their relation to the ordinary chromosomes challenges the hypotheses which claim a causal significance for even slight variations in such relations.

Photos 36—53 demonstrate that twelve chromosomes is the number typical for *Euschistus crassus.* Three spermatogonial groups are shown in photos 36—38. Two ovarian groups in photos 44 and 45. Five, presumably male embryo groups in photos 39—43, and seven female embryo groups in photos 47—53. A critical examination of the chromosomes of these groups will show what we have demonstrated in several other forms, that the relative size of the individual chromosomes is by no means constant, "Making size relations of a chromosome a most uncertain guide for identification unless the difference in size is so extreme it allows for individual variation". Foot and Strobell '07.

The largest bivalent of *Euschistus crassus* can be identified at a glance though its relative size may be very different, compare for example, photos 22 and 23. The next in size can be frequently iden-

tified, though not always, for example in the left group of photo 25 it is distinctly larger than the next in size, but in photo 29 the same two bivalents are so nearly equal in size that they cannot positively be differentiated. Further variations in relative size can be seen in the somatic groups, even the two large chromosomes sometimes showing a marked inequality as to their chromatin content. This is most apparent in photos 39, 42 and 43, but such inequality is not evident in either the first or second metaphase.

We have demonstrated a like inconstancy in the form of the chromosomes and in a recent paper on *Protenor* we gave a brief summary of these results as follows: "Of the presence of rings and crosses in *Allolobophora foetida* (1905) we stated: 'We find no constant form differences of the chromosomes . . . They present a variety of shapes, rings, figures 8, crosses etc. without any regularity or constancy . . . In some cases all the eleven chromosomes are rings and sometimes not a single ring is found.' In *Anasa tristis* (1907) we found similar irregularities — for example the cross form is not always associated with a definite chromosome, though 'there is a frequent repetition of certain forms'". Foot and Strobell ('11).

We may add to this evidence the demonstration of the single cross-shaped chromosome on the upper right periphery of the group of photo 23, a feature which is not constant. We may add the further evidence that we have a few photographs in which one or two ring-shaped chromosomes are clearly demonstrated in the first metaphase of *Euschistus variolarius*, a stage in which Montgomery ('11) states none are found. "Chromosomes most difficult of interpretation are ring-shaped ones, and fortunately *Euschistus* has none such in the maturation mitoses."

Such structural variations are in harmony with the conception of those who regard the chromosomes as "an expression of the organizing function of the cell as a whole". Farmer ('07). Like other organs they may have characteristic features that are typical of the species or the genera, or the family, and variations in any of the features whether relative size, form or number, are added evidence that the chromosomes of the cell have much in common with other organs ("körperliche Eigenschaft" Fick '07).

If one is anxious to force the number of chromosomes of *Euschistus crassus* into the number typical of so many *Euschistus* species (14) it might be claimed that two male and two female chromosomes have fused, thus the largest bivalent of the first spermatocyte, representing 4 instead of 2 chromosomes, and the same chromosome in the second

spermatocyte representing 2 instead of a single chromosome. Evidence can be claimed for this in the second spermatocyte in photo 32, in which each half of this large chromosome is composed of two distinct bodies. But if such evidence is valid, then it might be claimed that in photo 30 each half of this chromosome is composed of 3 chromosomes, for three bodies are as distinctly shown in this photograph as are the two in the same chromosome of photo 32.

One frequently finds evidence that the chromosome itself is a segregation of smaller units and in some cases the subdivisions show a rather striking regularity in size. We found this to be frequently the case in *Euschistus variolarius*. In studying the photographs of a large number of chromosome groups from the same embryo — in one case more than one hundred and fifty from the same embryo — we were impressed by the frequent recurrence of a constriction at a quite definite point in either one or both chromosomes of a pair, and frequently 3 or 4 chromosomes showed a like constriction. In many cases the constricted part becomes entirely separated from the mother chromosome, and as these are clearly detached parts of whole chromosomes, they may be called chromosome fragments or chromomeres.

In the cases in which they have become independent of the mother chromosome they may behave as independent chromosomes even dividing independently in mitosis. When they have separated from the mother chromosome and are independent, they are then astonishingly like the supernumerary chromosomes described and figured by Wilson and Stevens, but they cannot be interpreted as the same structure for both these authors find the number constant in the same individual.

In describing the supernumerary chromosomes of *Metapodius* Wilson '09 says, "The chromosomes in question are the ones which I have called the 'supernumeraries'. In behavior they show an unmistakable similarity to the idiochromosomes: and for reasons given beyond I believe them to be nothing other than additional small idiochromosomes, the presence of which has resulted from irregularities of distribution of the idiochromosomes in preceding generations." Pg. 150.

After stating that the number of supernumerary chromosomes is "a characteristic feature of the individual in which it occurs", he adds, "I do not mean to assert that there is absolutely no fluctuation in the individual . . . but the latter are so rare that they may practically be disregarded". This conclusion as to the constancy in the number of supernumerary chromosomes for each individual is supported by Ste-

VENS ('08). She says, "As in *Metapodius* the number of supernumeraries is constant for the individual." Pg. 463.

In *Euschistus variolarius* the number of independent chromosome fragments is most variable, a fact easily and definitely determined by the aid of the large number of photographs we have taken of complete groups of chromosomes in a single embryo.

The same phenomenon was frequently found in the testis also and in some first spermatocyte mitoses, the isolated portion when present, behaving in every way like an independent chromosome, exceptionally dividing in the equator of the spindle or passing undivided to one pole. These chromomeres seem to have at least two points in common with MONTGOMERY's ('11) "minute chromosomes". First, he does not find them constantly present, and second when present, they "behave like true chromosomes". In the following details, however, they are not in accord. MONTGOMERY finds the "minute chromosomes" in the resting spermatogonia as two minute dense bodies of different volume, which he interpreted in 1901 as idiochromosomes. Again he has "never seen more than a single one in any first maturation spindle", on the contrary we have found from one to three. Further, he has never found his "minute chromosomes" divide in the first spindle, but they pass undivided into the second spermatocyte. On the contrary, we sometimes find them dividing in the first spindle, though they more frequently do not divide.

Our photographs in which these chromomeres are demonstrated were taken in 1908, and later three plates of these photographs were prepared for publication, but we were unable to publish them in the journal for which they were prepared.

Euschistus crassus shows, though in a less marked degree, a similar constriction of the chromosomes at relatively definite areas, and the occasional separation of such portions from the mother chromosome. This is clearly shown in two of the chromosomes of photo 47, and in one chromosome of photo 48, and in two of the chromosomes of photo 49.

In *Euschistus variolarius* the chromosomes sometimes show a budding off of part of the chromatin from the side of a chromosome, and this budded portion behaves in the same way as when a portion is constricted off from the end of the chromosome. Again, some of our *Euschistus variolarius* photographs of ovarian groups of chromosomes at anaphase, show each half chromosome composed of a row of smaller units, suggesting the chromomeres described by different authors. All such pheno-

mena whatever the details of their interpretation, point to a composite nature of the chromosomes.

That all chromosomes are a segregation of smaller units has frequently been claimed by cytologists — the chromomere being one of the many cell structures that has been figured and endowed with a definite function, or autocratically pronounced an artefact. Farmer ('07) concludes that the chromosomes are "only organized bundles of chromomeres". He says, "They might, perhaps, be compared with the hands that are successively dealt out from a pack of cards: each new hand, in respect of the number of cards, may resemble, but is not really identical with, those of the preceding deals. So, too, the chromosomes which reappear at each division would be similar to, but not necessarily the same as, those of the preceding division. The material particles of which they are built up are shuffled in the intervals elapsing between one division and another".

It is an interesting and significant fact that recently some of the most ardent adherents of the theory of the individuality and continuity of the chromosomes have been forced to admit, largely through experimental evidence, that at some point in the chromosome cycle there is an interchange of materials between the chromosomes, and further that other parts of the cell may contribute their share to the elaboration of hereditary units. When it is admitted that there is any interchange of materials between the chromosomes at any stage of their development, how is it possible logically to still cling to the hypothesis of their individuality and continuity? Such an amendent to the theory affords an opportunity for an orderly march of retreat from an untenable position, along the same path that has been used in a somewhat similar retreat from like assumptions for other organs of the cell.

New York, February 8th, 1912.

Bibliography.

Fick, R., '07. Vererbungsfragen, Reduktions und Chromosomenhypothesen. Ergebn. der Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. XVI. 1906.

Foot and Strobell. '09. The Nucleoli in the Spermatocytes and Germinal vesicles of Euschistus variolarius. Biol. Bull. Vol. XVI. Nr. 5.

—— '10. Pseudo-Reduction in the Oögenesis of Allolobophora foetida. Archiv f. Zellf. Bd. V. Hft. 1.

—— '11. Amitosis in the Ovary of Protenor belfragi and a Study of the Chromatin Nucleolus. Archiv f. Zellf. Bd. VII. Hft. 2.

Montgomery, Thos. H. Jr., '11. "The Spermatogenesis of an Hemipteran Euschistus." Journ. Morph. Vol. XXII. Nr. 3.

Stevens, N. M. '08. "The Chromosomes in Diabrotica Vittata, Diabrotica Soror, and Diabrotica 12 punctata." "A contribution to the Literature on Heterochromosomes and Sex Determination." Journ. Exp. Zool. Vol. V. Nr. 4.

Wilson, E. B. '19. "The Chromosomes of Metapodius. A Contribution to the Hypothesis of the Genetic Continuity of Chromosomes." Journ. Exp. Zool. Vol. VI. Nr. 2.

Explanation of Plates.

The individual photographs were taken as described on page 9. The three large negatives used for the reproductions were also prepared by us. Neither the negatives nor prints have been retouched in any way. All the photographs are of preparations made by our smear methods.

Photos 1—54 were taken at a magnification of one thousand diameters, and photos 55 to 59 at a magnification of six hundred diameters.

Plate II.

Photo 1. Two first spermatocyte rest stages, each showing the two chromatin nucleoli typical of this species.

Photos 2 to 5. Five resting first spermatocytes, each showing the typical two chromatin nucleoli, which are, as a rule, nearly equal in size.

Photo 6. A resting first spermatocyte with 3 chromatin nucleoli, the two small ones together are about equal in size to the larger nucleolus.

Photo 7. A resting first spermatocyte with the 2 chromatin nucleoli showing an unusual inequality in size.

Photo 8. Nucleus of a resting first spermatocyte. The upper chromatin nucleolus is breaking down into two unequal parts, indicating that this is the nucleolus from which the two idiochromosomes are developed, the lower chromatin nucleolus giving rise to a pair of the so-called ordinary chromosomes.

Photos 9 to 10. Two resting first spermatocytes each with the characteristic two chromatin nucleoli.

Photos 11 to 16. Six resting first spermatocytes in which there are three chromatin nucleoli. In all these cells the two smaller nucleoli are together nearly equal in size to the large one.

Photo 17. A resting first spermatocyte in which there are three chromatin nucleoli about equal in size. In this spermatocyte three pairs of chromosomes are probably being formed from the three chromatin nucleoli, instead of two pairs from two nucleoli.

Photo 18. A resting first spermatocyte. In this preparation, one chromatin nucleolus appears to have given rise to the idiochromosomes, and the second chromatin nucleolus has given rise to a pair of ordinary chromosomes.

Photos 19 to 20. Four resting first spermatocytes, each one having the two typical chromatin nucleoli.

Plate III.

The chromosome groups of this plate show in each preparation every chromosome of the group.

Photos 21 to 23. Late prophases of the first spermatocyte mitosis.

Photos 24 to 29. Metaphase chromosomes of the first spermatocyte mitosis.

Photos 30 to 35. Metaphase chromosomes of the second spermatocyte mitosis.

Photos 36 to 38. Three groups of spermatogonial chromosomes.

Photos 39 to 43. Five groups of chromosomes from what is presumably a male embryo. It was removed from the egg three days after deposition.

Photos 44 to 45. Two groups of chromosomes from the ovary.

Photo 46. An early prophase of a group of chromosomes from an embryo removed from the egg three days after deposition.

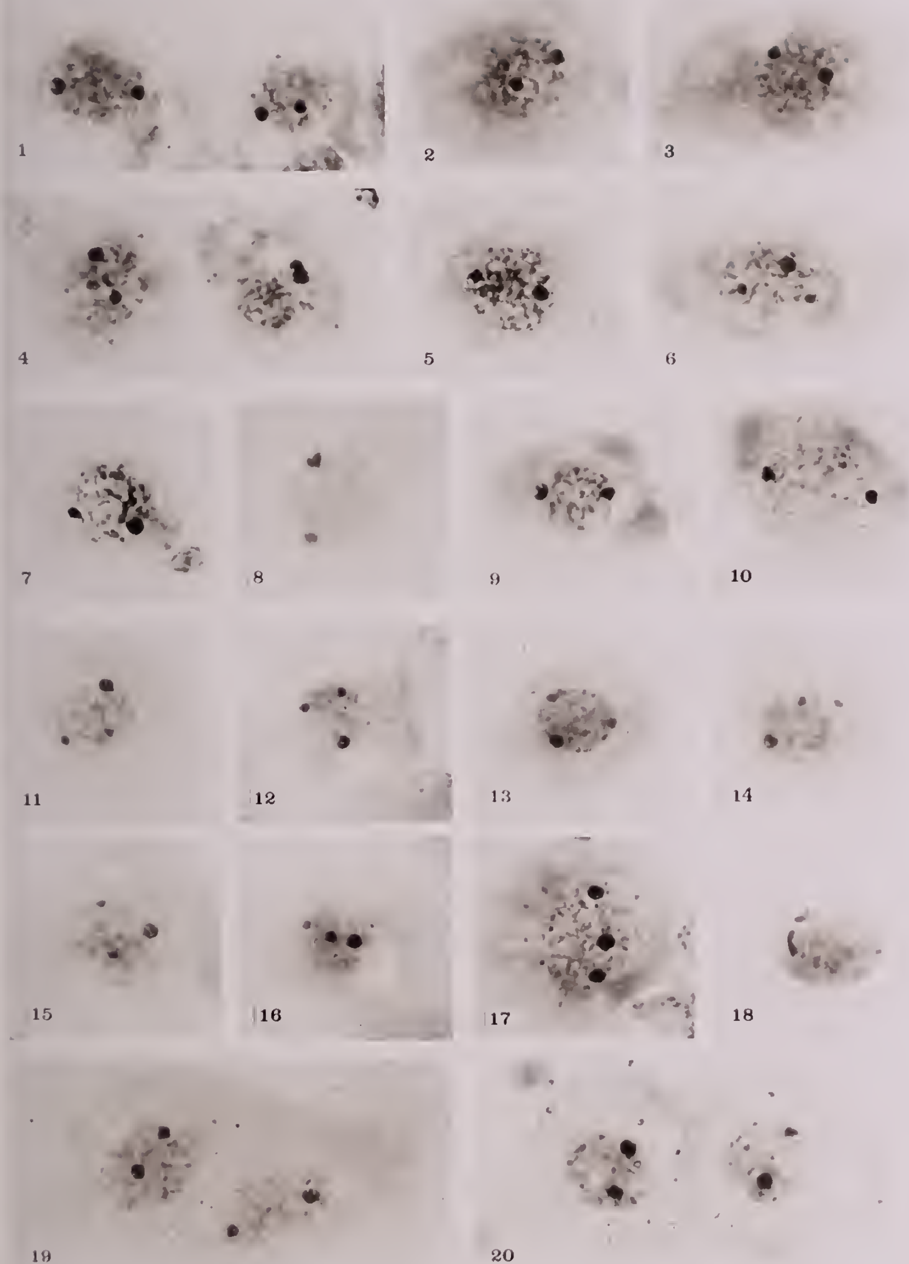
Photos 47 to 53. Seven groups of chromosomes from what is presumably a female embryo. The same embryo from which the prophase of photo 46 was taken.

Plate IV.

The preparations of this plate demonstrate the presence of a marked chromatin nucleolus in the growing oöcyte, a structure which appears to be typical of Euschistus crassus, but one we have been unable to differentiate with the same technique, in any of the other Euschistus species we have studied.

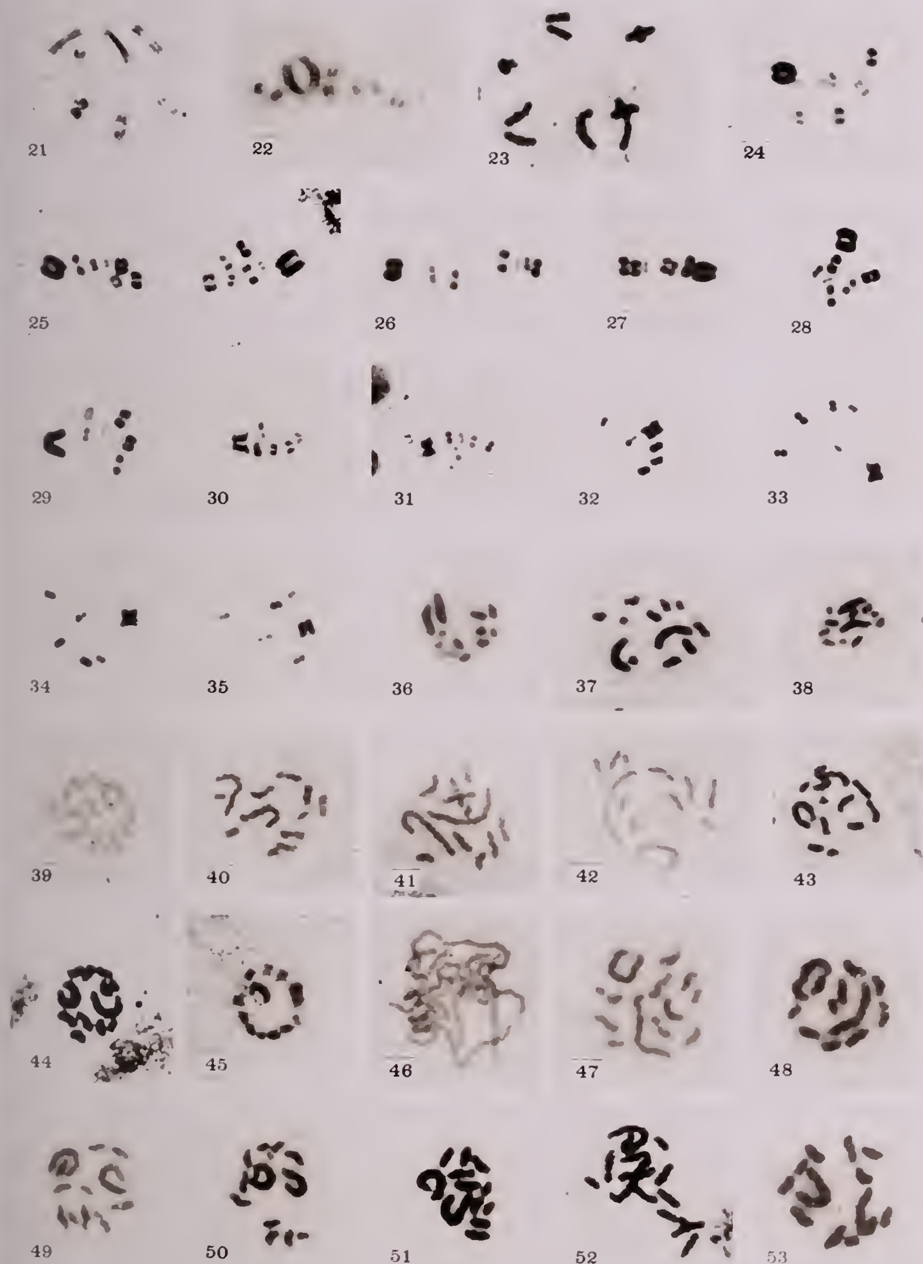
Photo 54. A young germinal vesicle with the chromatic net-work just beginning to be differentiated and the chromatin nucleolus still very small. × 1000.

Photos 55 to 59. Germinal vesicles in later stages of the growth period. In each the large chromatin nucleolus is clearly differentiated. × 600.



Foot & Strobel Photos.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.



Foot & Strobel Photos

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Der Chromosomencyclus bei Ancyracanthus cystidicola Rud.

Von

Dr. Karl Mulsow.

(Aus der kgl. bayer. Biologischen Versuchsstation für Fischerei in München.)

Mit 5 Textfiguren und Tafel V—VI.

Die Untersuchungen über das Verhalten der Geschlechtschromosomen, die sich früher fast ausschließlich auf einige Gruppen von Insekten bezogen, haben in neuester Zeit sehr dankbare Objekte unter den Nematoden gefunden. Seitdem Boveri als erster das Vorkommen von Geschlechtschromosomen bei Nematoden zunächst nach den Befunden Borings (1909) an *Ascaris megalocephala* vermutet, bald darauf dann gemeinsam mit Gulick (1909) bei einer *Heterakis*-Art festgestellt hat, haben uns die Untersuchungen von Edwards (1910, 1911), Gulick (1911), Boveri (1911) und Schleip (1911) mit einer Reihe weiterer derartiger Fälle bekannt gemacht. Offenbar sind die Nematoden, die überhaupt als günstige Objekte für celluläre Forschungen bekannt sind, für Untersuchungen über Geschlechtschromosomen den Insekten in mancher Beziehung überlegen. Bei einem Nematoden, *Strongylus paradoxus*, ist es auch zum ersten Male gelungen, den Kreislauf der Chromosomen einer Form mit Geschlechtschromosomen durch alle Hauptetappen zu verfolgen.

Die vorliegende Untersuchung liefert einen weiteren Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtschromosomen bei Nematoden. In einer kurzen Mitteilung habe ich (1911) schon die wichtigsten Daten über die Chromosomenverhältnisse bei *Ancyracanthus cystidicola* veröffentlicht. Da sich beim eingehenderen Studium des Objektes ergab, daß der Chromosomenkreislauf nichts prinzipiell Neues bietet, trug ich Bedenken, überhaupt noch eine ausführlichere Veröffentlichung folgen zu lassen. Die außer-

gewöhnlich klaren und instruktiven Bilder, die der *Ancyracanthus cystidicola* liefert, mögen es dennoch gerechtfertigt erscheinen lassen, noch etwas näher auf das Objekt einzugehen.

Material und Methoden.

Ancyracanthus cystidicola Rud. ist ein parasitischer Nematode, der in der Schwimmblase verschiedener Süßwasserfische lebt. Das Material für meine Untersuchungen stammt aus Forellen aus verschiedenen Gewässern Oberbayerns.

Als Fixierungsflüssigkeit wurde hauptsächlich das Sublimat-Alkoholgemisch nach Schaudinn mit einem Zusatz von 0,25% Essigsäure angewandt. Die Tiere wurden total fixiert, da die Fixierungsflüssigkeit durch die Körperwandungen leicht durchdringt. Später wurden dann die Geschlechtsorgane unter der Lupe herauspräpariert und weiterbehandelt. Als Färbung verwandte ich fast ausschließlich alkoholisches Boraxcarmin. Die Gonaden wurden total gefärbt, in Nelkenöl aufgehellt und entweder hierin oder in Kanadabalsam untersucht. Da die so hergestellten Totalpräparate, die meist leicht zertrümmert wurden, für diejenigen Stadien, die ich untersuchen wollte, hinreichend klare Bilder lieferten, verzichtete ich ganz auf die Verwendung von Schnitten; dadurch werden gleichzeitig alle etwaigen Zweifel über Zahlenverhältnisse und Lagebeziehungen gemieden. Für die Darstellung gewisser Stadien der Spermatogenese erwiesen sich Deckglasausstriche von den männlichen Gonaden als sehr praktisch; auch diese wurden mit Sublimat-Alkohol fixiert und mit Boraxcarmin gefärbt.

Da in manchen Stadien der Spermatogenese die Chromosomen auch am lebenden Objekt sichtbar sind, gesellte sich zur Untersuchung am gefärbten Präparat das Studium der lebenden Gonaden in physiologischer Kochsalzlösung.

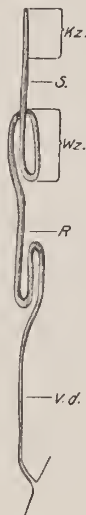
Spermatogenese.

Die Geschlechtsorgane des etwa 20 mm langen Männchens bestehen aus einem unpaaren Schlauch, der mit einem dünnen Ende beginnt, mehrfach gewunden den Körper durchzieht, dabei allmählich an Dicke zunimmt und schließlich mit einem wieder verengten Ausführgang in die Cloake mündet (Textfig. 1). Das obere Ende des Hodens, das frei in der Leibeshöhle liegt, wird abgeschlossen von einer verhältnismäßig großen, blasig aufgetriebenen Zelle (Textfig. 2). Das auf diese Zelle folgende, zunächst sehr dünne Schlauchstück enthält die Spermato-

gonien, die nicht nur ganz oben, sondern auch noch ziemlich weit abwärts in Teilung zu finden sind. Die Äquatorialplatten der Spermatogonien zeigen bei der Polansicht mit großer Klarheit die Zahl von elf Chromosomen (Taf. V, Fig. 1 u. 2). Elf ist also die Normalzahl der Chromosomen im männlichen Geschlecht. Die ungerade Zahl läßt ohne weiteres auf das Vorhandensein eines Heterochromosoms schließen. Unter den elf Chromosomen der Spermatogonien konnte ich niemals ein durch Größe oder Gestalt von den übrigen unterschiedenes Element finden.

Auf die Zone der Urgeschlechtszellen folgt dann die Synapsiszone. Ich habe auf eine nähere Untersuchung der synaptischen Vorgänge sowohl beim Männchen wie beim Weibchen verzichtet, da die Elemente auf diesem Stadium außerordentlich klein und ziemlich unklar sind. Es genügt mir, festzustellen, daß man ein Synapsisknäuel beobachten kann; auch Kerne, in denen eine schwer zählbare Anzahl von einseitig orientierten Schleifen, also ein Bukett vorhanden ist, sind stets zu finden.

Textfig. 1.



Männliche Gonade.

Textfig. 2.



Männliche Keimzone.

Kz. Keimzone, *S.* Synapsis, *Wz.* Wachstumszone, *R.* Reifeteilungen, *Vd.* Vas deferens.

In der sich nun anschließenden Wachstumszone zeigen die Kerne der Spermatocyten ein äußerst charakteristisches Bild. Außer dem kugeligen Nucleolus findet sich in jedem Kern noch ein kleineres, stark färbbares Gebilde, das stets an der Kernmembran liegt und die Gestalt eines kurzen, dicken Stäbchens zeigt (Fig. 3). Man kann wohl nicht zweifeln, daß dieses Chromatingebilde das elfte, das Heterochromosom darstellt, während die andern zehn Chromosomen, die Autosomen, während der Wachstumszone aufgelöst sind.

Am Ende der Wachstumszone beginnen dann die Vorbereitungen zu den Reifeteilungen. Der Nucleolus verschwindet allmählich, statt dessen tritt im Kernraum ein schwach färbbares Gerüstwerk auf. Das Heterochromosom bleibt als stark färbbares Gebilde erhalten. Im Gerüstwerk des Kernes werden einige Bezirke nach und nach durch stärkere

Färbbarkeit hervorgehoben. Schließlich erkennt man im Kernraum fünf langgestreckte, chromosomenartige Chromatingebilde, die sich aber noch deutlich durch ihre unregelmäßige Gestalt und durch ihre schwächere Färbung von dem einen Heterochromosom unterscheiden (Fig. 4). Aus diesen Gebilden, die schließlich auch die gleiche Färbbarkeit, wie das Heterochromosom, annehmen, entstehen die fünf bivalenten Tetraden der ersten Reifeteilung, wie das aus den Figuren 5, 6 und 7 zu ersehen ist. Es zeigt sich zuerst ein deutlicher Längsspalt, der meist in der Mitte am weitesten klafft (Fig. 5). Hier in der Mitte tritt dann außer dem Längsspalt ein Querspalt auf und es kommt zu den ja von andern Objekten bekannten kreuzartigen Bildungen (Fig. 5 u. 6). Die so entstandenen vier Teile der Tetrade ziehen sich mehr und mehr zusammen und nehmen Kugelform an (Fig. 6 u. 7). An der schließlich aus vier gleich großen Kugeln bestehenden Tetrade sind ursprünglicher Längs- und Querspalt nicht mehr voneinander zu unterscheiden.

Neben diesen fünf bivalenten Tetraden, die den zehn Autosomen der Spermatogonien entsprechen, ist immer noch das eine Heterochromosom vorhanden. Es ist von den fertigen Tetraden einerseits durch seine geringe Größe, anderseits dadurch zu unterscheiden, daß es nicht vierteilig, sondern nur zweiteilig ist.

Sind alle Tetraden völlig ausgebildet, so schwindet die Kernmembran und die Chromatinelemente ordnen sich zu einer Äquatorialplatte an. Dabei verschwinden der Quer- und Längsspalt mehr oder minder wieder und man findet meistens auf diesem Stadium fünf große, bivalente und ein kleines, univalentes Element, und zwar stets so gelagert, daß die fünf großen einen Ring bilden, in dessen Mitte das kleine liegt (Fig. 8).

Es folgt nun die erste Reifeteilung. Fig. 9 zeigt den Beginn der Anaphase. Zwischen den beiden auseinander weichenden Tochterplatten liegt, zunächst noch unentschieden, das Heterochromosom (Fig. 9). Beim weiteren Auseinanderrücken folgt es ungeteilt der einen Tochterplatte (Fig. 10). Über die Zahlenverhältnisse unterrichtet uns die Polansicht der beiden entstandenen Spermatocyten II. Ordnung (Fig. 11). Die obere Spermatocyte hat fünf, die untere sechs Elemente erhalten. Nach dem Verhalten des Heterochromosoms müßten wir diese Teilung für die reduktionelle erklären. Es ist aber nicht erlaubt, von dem Verhalten des Heterochromosoms auf das der Autosomen zu schließen, nachdem Schleip (1911) beschrieben hat, daß bei *Angiostomum nigrovenosum* die erste Reifeteilung für die Autosomen zwar reduktionell, für die Heterochromosomen aber äquationell ist, während es sich bei der zweiten Reifeteilung umgekehrt verhält. Da bei dem vorliegenden Objekt nicht zu

unterscheiden ist, ob sich die Tetraden nach dem ursprünglichen Längs- oder Querspalt teilen, muß es unentschieden bleiben, ob die Autosomen in der ersten oder zweiten Reifeteilung reduziert werden.

Durch die zweite Reifeteilung werden dann aus den zwei Spermatocyten II. Ordnung vier Spermatiden, und zwar zwei mit fünf und zwei mit sechs Chromosomen. Fig. 12 zeigt die beiden Spermatiden mit fünf in Polansicht, während die beiden mit sechs von der Seite gesehen sind; Fig. 13 zeigt das Umgekehrte. Die vier Spermatiden bleiben miteinander in Zusammenhang; sie scheiden zwischen sich einen gemeinsamen protoplasmatischen Restkörper ab, an dem sie wie an einem Cytophor hängen bleiben. Die Chromosomen, die bei andern Objekten nach Ablauf der zweiten Reifeteilung früher oder später miteinander verklumpen, bleiben hier auch weiterhin einzeln nebeneinander liegen. Macht man von dem Inhalt der männlichen Gonaden dünne Ausstrichpräparate, so bekommt man außerordentlich instruktive Bilder, wie sie in Fig. 14, 15 und 16 wiedergegeben sind. Um den in der Mitte gelegenen Restkörper liegen flach ausgebreitet die vier Spermatiden, in denen die Chromosomenzahlen mit erstaunlicher Klarheit festzustellen sind. Später lösen sich dann die Spermatiden vom Restkörper ab und liegen frei in der Gonade. Wie Fig. 17 zeigt, bleiben immer noch die Chromosomen deutlich einzeln erhalten.

Die fertigen Spermatozoen haben Kugelform. Zum größten Teil bestehen sie aus einem Glanzkörper, dem eine kleine Kappe von körnigem Protoplasma aufgelagert ist. In diesem Protoplasma liegen die Chromosomen, und zwar auch hier noch immer einzeln nebeneinander und deutlich zählbar (Fig. 18). In diesem Zustande gelangen die Spermatozoen bei der Begattung in den Uterus des Weibchens, wo wir ihnen später wieder begegnen werden.

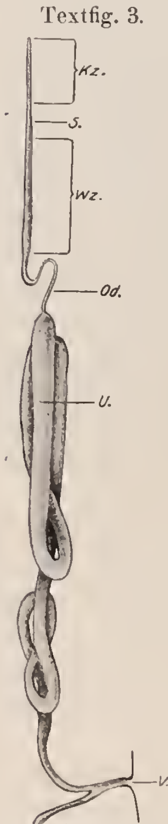
Interessant ist es, daß alle Stadien, die in den Fig. 11—18 dargestellt sind, auch am lebenden Objekt ohne Färbung beobachtet werden können. Man braucht zu diesem Zweck nur das betreffende Stück der Gonade leicht zu quetschen und in der Leibeshöhlenflüssigkeit des Tieres oder in physiologischer Kochsalzlösung zu untersuchen. Die Chromosomen sind überall als kleine, stark lichtbrechende Körner deutlich zu erkennen und zu zählen. Fig. 19 zeigt z. B. reife Spermatozoen, nach dem Leben gezeichnet.

Oogenese.

Die Geschlechtsorgane des etwa 30—40 mm langen Weibchens bilden einen paarigen Schlauch, dessen beide Teile in vielen Windungen die

Leibeshöhle durchsetzen und sich zu einer gemeinsamen kurzen Vagina vereinigen (Textfig. 3). Das obere Ende einer jeden Gonade, die Keimzone, gleicht vollkommen dem entsprechenden Teil der männlichen Gonade (Textfig. 4). Im weiteren Verlauf nimmt der Schlauch mehr und mehr an Dicke zu. Ende der Wachstumszone verengt er sich plötzlich zu einem kurzen, dickwandigen Oviduct, der dann wieder scharf abgesetzt ist gegen den weiten Uterus (Textfig. 3).

Textfig. 3.

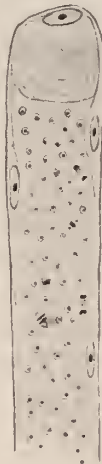


Weibliche Gonade.

In der Keimzone findet man stets zahlreiche Oogonien in Teilung. Die Äquatorialplatten zeigen bei der Polansicht deutlich zwölf Chromosomen (Fig. 20 u. 21), die alle gleich groß und gleich gestaltet sind.

Die an die Keimzone sich anschließende Synapsiszone übergehe ich auch hier, wie in der Spermatogenese.

Textfig. 4.



Weibliche Keimzone.

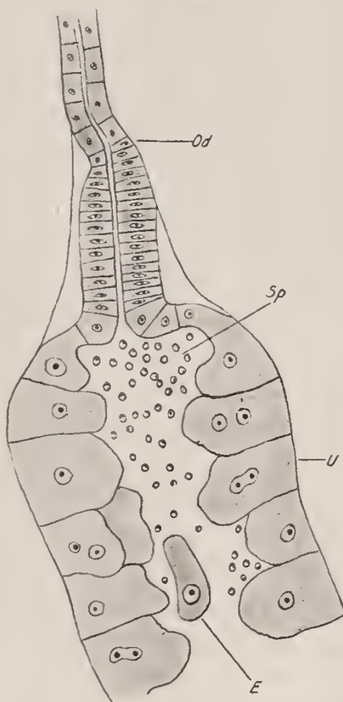
Kz. Keimzone, *S.* Synapsis, *Wz.* Wachstumszone, *Od.* Oviduct, *U.* Uterus, *V.* Vagina.

Es folgt dann die lange Wachstumszone. Die wachsenden Oocyten gleichen zunächst vollkommen den wachsenden Spermatocyten, nur fehlt ihnen im Kern das für die Spermatocyten charakteristische Heterochromosom neben dem Nucleolus (Fig. 22). Es ist das deshalb besonders zu betonen, weil man vielleicht erwarten könnte, daß hier zwei Chromosomen, nämlich das dem elften Chromosom der Männchen entsprechende elfte und zwölfte, erhalten blieben. Man kann aus diesem Befunde wohl schließen, daß das Verhalten des Heterochromosoms in den wachsenden Spermatocyten nicht durch irgendeine gerade diesem Chromosom eigentümliche Beschaffenheit veranlaßt wird, sondern nur durch die besondere Situation dieses Chromosoms, das im Gegensatz zu den Autosomen in der Synapsis keinen Partner gefunden hat.

Am Ende der Wachstumszone haben die Oocyten eine beträchtliche

Größe erreicht und zeichnen sich durch ein stark vacuolisiertes Protoplasma aus (Fig. 23). In diesem Zustand gelangen sie durch den Oviduct in den Uterus. Bis an das obere Ende des Uterus dringen die Spermatozoen vor; hier, vor der Mündung des Oviduct liegen sie in großer Zahl und warten auf die austretenden Eier (Textfig. 5). Auch hier sind noch in den Spermatozoen die Chromosomen einzeln erhalten und deutlich zählbar.

Textfig. 5.



Einmündung des Oviduct in den Uterus. *Od.* Oviduct, *Sp.* Spermatozoen, *U.* Uterus, *E.* Ei.

In jedes der Eier, die eine langgestreckte, ovale Form besitzen, dringt von einem Polende aus ein Spermatozoon ein. Die Chromosomenzahl ist auch noch an dem schon eingedrungenen Spermatozoon festzustellen. Fig. 24 zeigt das Eindringen eines Spermatozoons mit sechs Chromosomen, Fig. 25 eines mit fünf Chromosomen. Das Spermatozoon bleibt nun zunächst untätig im Protoplasma des Eies an einer beliebigen Stelle liegen. Während dieser Ruhe verklumpen die Chromosomen meistens miteinander, so daß ihre Zahl dann nicht mehr feststellbar ist.

Nach vollzogener Besamung beginnen die Reifeteilungen der Oocyte. Im Kern, der zunächst nur einen meist vacuolisierten Nucleolus enthält (Fig. 26), wird ein feines Gerüstwerk sichtbar, auf dem einige feine, färbbare Fäden auftreten (Fig. 27). Die Fäden nehmen an Deutlichkeit zu (Fig. 28) und man erkennt mehr oder minder klar sechs Chromatinelemente, von denen jedes aus zwei Teilen zusammengesetzt ist (Fig. 29). Besonders häufig sieht man zwei kreuzweise übereinander gelegte Fäden (Fig. 29, 30). Im weiteren Verlauf treten genau die gleichen Bildungen auf, wie wir sie oben bei den fünf Tetraden der Spermatocyten gesehen haben, Querspalt, Kreuzform und schließlich die fertigen Tetraden aus vier gleich großen Kugeln (Fig. 30, 31).

Die auf diese Weise gebildeten sechs bivalenten Tetraden rücken nun an den einen Pol des Eies und bilden die Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung (Fig. 32). Ob die Trennung nach dem ursprünglichen Längs- oder Querspalt erfolgt, ist wiederum nicht zu entscheiden. Beim Auseinanderweichen der Tochterplatten verhalten sich alle Chromosomen gleich (Fig. 33). Nach Ausstoßung des ersten Richtungskörpers bleiben sechs Elemente zurück, von denen jedes eine Einschnürung aufweist (Fig. 34). In der zweiten Reifeteilung werden die sechs Dyaden entsprechend der Einkerbung nochmals geteilt (Fig. 35). Schließlich bleiben nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers noch sechs univalente Chromosomen im Ei zurück (Fig. 36).

Während des Ablaufes der Reifeteilungen hat die Bildung der Eischale stattgefunden, ein Prozeß, der uns hier nicht näher interessiert. Das Resultat ist eine länglich ovale, sehr dicke, konzentrisch geschichtete Schale, wie aus den Fig. 37—45 zu ersehen ist.

Die beiden Richtungskörper vereinigen sich miteinander und werden dann wieder in das Eiprotoplasma aufgenommen. Hier liegen sie zunächst als ein rundlicher Chromatinballen häufig in eine scharf begrenzte Vacuole eingeschlossen (Fig. 37—41). Später werden sie im Eiprotoplasma vollkommen aufgelöst.

Befruchtung.

Nach Ablauf der Reifeteilungen lösen sich sowohl die Chromosomen des weiblichen Vorkernes wie auch die des Spermatozoons zu einem großen, bläschenförmigen Kern auf; beide Kerne, in denen keinerlei chromatische Substanz zu erkennen ist, nähern sich einander (Fig. 37). Nach und nach werden dann in beiden Vorkernen wieder Chromosomen gebildet. Im weiblichen Vorkern, der stets den Richtungskörpern zugewandt liegt, entstehen sechs Chromosomen, in dem andern, dem männlichen Vorkern, bald fünf, bald sechs Chromosomen, entsprechend den eingedrungenen Spermatozoen mit fünf oder sechs Chromosomen. Die in Fig. 25, 38 und 39 abgebildeten Eier enthalten im ganzen $5+6=11$ Chromosomen, werden sich also zu Männchen entwickeln, die in Fig. 24, 40 und 41 dargestellten Eier besitzen $6+6=12$ Chromosomen, liefern also Weibchen.

Furchung.

An die Befruchtung schließt sich sofort die Furchung an, die noch im Uterus soweit fortschreitet, daß im Ei ein kleiner, mehrfach gewundener Wurm zu erkennen ist.

In den jüngsten Furchungsstadien ist häufig die Chromosomenzahl in den Kernen deutlich zu erkennen. Man findet, der Erwartung entsprechend, Furchungskerne mit elf und solche mit zwölf Chromosomen. In Fig. 42 und 43 sind Embryonen mit elf Chromosomen, also männliche, in Fig. 44 und 45 solche mit zwölf Chromosomen, also weibliche Embryonen abgebildet. Die Chromosomen der Furchungskerne zeigen vielfach die Neigung, sich zu je zweien parallel nebeneinander zu legen. Man kann wohl annehmen, daß hier eine frühzeitige Annäherung zwischen den jeweils korrespondierenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen vorliegt; bei andern Objekten hat man im Gegensatz dazu häufig beobachtet, daß der väterliche und mütterliche Chromosomenbestand auch noch in den Furchungsteilungen sich voneinander gesondert halten.

Von den Embryonen mit elf und zwölf Chromosomen gelangen wir wieder zurück zu unsern beiden Ausgangspunkten, den männlichen Urgeschlechtszellen mit elf und den weiblichen Urgeschlechtszellen mit zwölf Chromosomen. Wir haben also bei *Ancyracanthus cystidicola* einen Fall von Geschlechtschromosomen nach dem *Protenor*-Typus und zwar von fast schematischer Klarheit.

Eine zusammenfassende Betrachtung der Beobachtungen andrer Autoren an verwandten Objekten sowohl, wie auch eine Erörterung über die theoretische Bedeutung der beschriebenen Vorgänge kann ich unterlassen; beides ist in neuester Zeit mehrfach geschehen, besonders eingehend in den zusammenfassenden Darstellungen von Hertwig (1912) und Schleip (1912). Ich verweise auch auf die diesen beiden Publikationen beigegebenen ausführlichen Literaturverzeichnisse.

Literaturverzeichnis.

Boring, A. 1909. A small chromosome in Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellforsch. Bd. IV

Boveri, Th. 1909. »Über Geschlechtschromosomen« bei Nematoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.

—— 1911. Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an Rhabditis nigrovenosa. S. B. phys.-med. Ges. Würzburg.

Edwards, C. L. 1910. The idiochromosomes in Ascaris megalocephala and Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellforsch. Bd. V.

—— 1911. The sex chromosomes in Ascaris felis. Arch. f. Zellforsch. Bd. VII.

Gulick, A. 1911. Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden nebst Bemerkungen über die Bedeutung dieser Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. VI.

Hertwig, R. 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biolog. Centralbl. Bd. XXXII.
Mulsow, K. 1911. Chromosomenverhältnisse bei Ancyracanthus cystidicola. Zool. Anz. Bd. XXXVIII.
Schleip, W. 1911. Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Chromatin u. Geschlechtsbestimmung. Arch. f. Zellforsch. Bd. VII.
—— 1912. Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Fortschritte u. Ergebnisse der Zoologie. Bd. III.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind mit Zeichenapparat entworfen, und zwar Fig. 19 nach dem Leben, alle übrigen Figuren nach mit Boraxcarmin gefärbten Totalpräparaten. Fig. 1, 2, 4—21 und 26—36 sind mit Zeiss-Immersion $^1/_{12}$ und Kompens.-Ocular 18, Fig. 3, 22—25 und 37—45 mit der gleichen Immersion und Kompens.-Ocular 8 gezeichnet.

Tafel V.

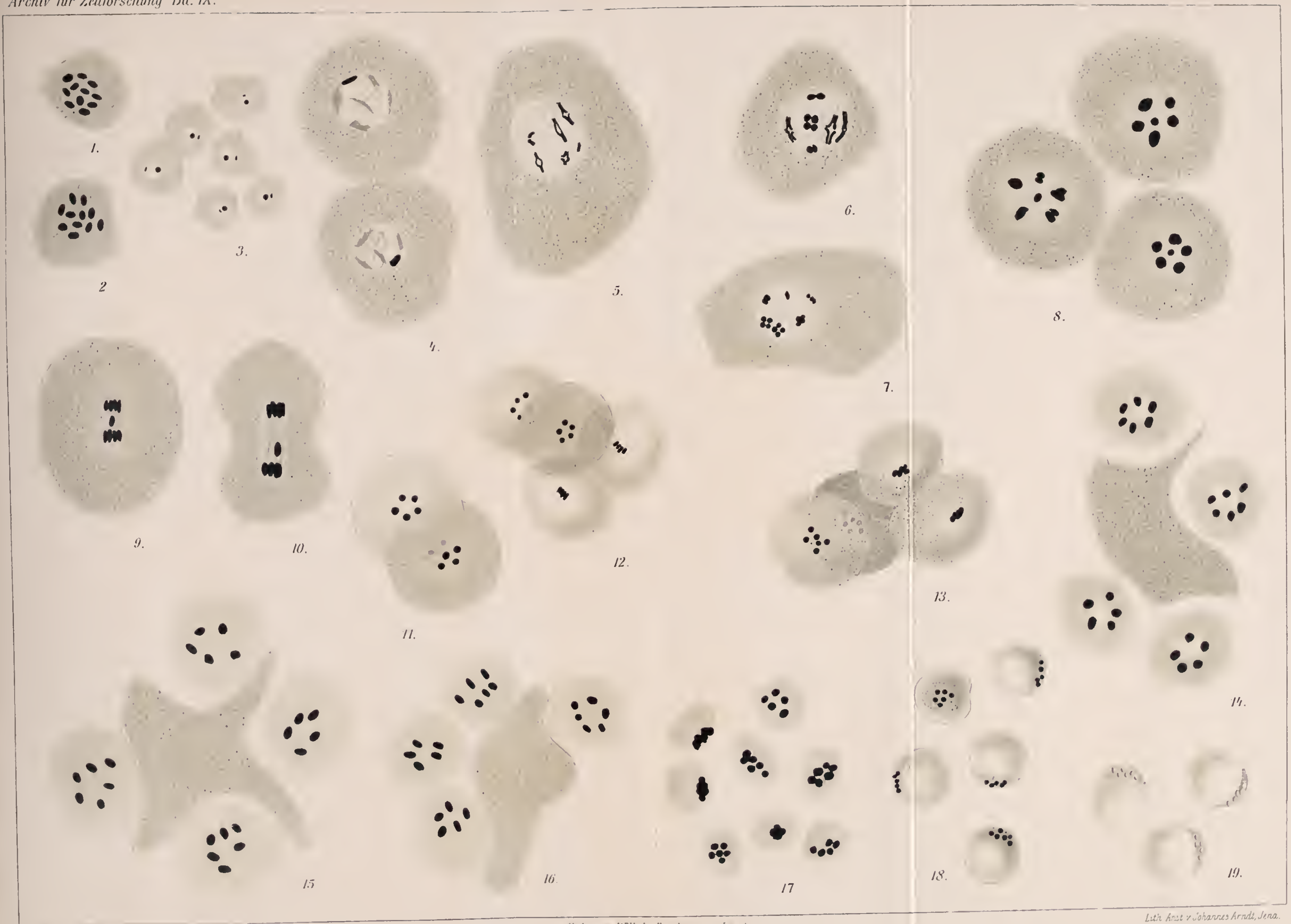
Spermatogenese.

Fig. 1 u. 2. Spermatogonien. Äquatorialplatten.
Fig. 3. Spermatocyten der Wachstumsperiode.
Fig 4—7. Prophasen der ersten Reifeteilung.
Fig. 8. Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung.
Fig. 9 u. 10. Erste Reifeteilung.
Fig. 11. Die beiden Spermatocyten II. Ordnung.
Fig. 12 u. 13. Die vier aus einer Spermatocyte I. Ordnung gebildeten Spermatiden.
Fig. 14—16. Die vier aus einer Spermatocyte I. Ordnung gebildeten Spermatiden am gemeinsamen Cytophor (nach Ausstrichpräparaten).
Fig. 17. Vom Cytophor abgelöste Spermatiden.
Fig. 18. Reife Spermatozoen.
Fig. 19. Reife Spermatozoen nach dem Leben.

Tafel VI.

Oogenese, Befruchtung, Furchung.

Fig. 20 u. 21. Oogonien. Äquatorialplatten.
Fig. 22. Oocyten der Wachstumszone.
Fig. 23. Oocyte kurz vor der Befruchtung.
Fig. 24 u. 25. Oocyten mit eindringenden Spermatozoen.
Fig. 26—31. Prophasen der ersten Reifeteilung.
Fig. 32. Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung.
Fig. 33 u. 34. Erste Reifeteilung.
Fig. 35 u. 36. Zweite Reifeteilung.
Fig. 37. Auflockerung der Vorkerne.
Fig. 38—41. Befruchtung.
Fig. 42—45. Furchungsstadien.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



K. Mulsow gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Cytologische Beobachtungen an der ersten accessorischen Geschlechtsdrüse von Ancylus fluviatilis Müll.

Von

Sándor Ébner.

(Aus dem Zoologischen Institute der Universität Kolosvár.
Direktor Prof. Dr. Stefan von Apáthy.)

Mit Tafel VII—VIII.

Historisches.

Es ist allgemein bekannt, wie die ALTMANNsche Theorie (Granulalehre), insofern sie die sogenannten Granula (Bioblasten), als elementare Lebenseinheiten, »Elementarorganismen«, betrachtet und jede intracelluläre Differenzierung auf Vermehrung und weitere Zusammenordnung der Granula zurückzuführen trachtete, allmählich durch zahlreiche Beobachtungen widerlegt wurde. Und zwar wurde sie in erster Reihe widerlegt durch Tatsachen, welche dahinwiesen, daß in vielerlei Zellen fädige Strukturelemente auftreten, welche sich beständig als solche zeigen und wenn auch neben den Fäden Granula auftreten, so werden die Fäden selbst nicht aus Granula gebildet, sondern sie treten gleich von Anfang an als solche auf. So erscheinen z. B. die Neurofibrillen, die Myofibrillen, die Tono- und Gliafibrillen gleich bei ihrer ersten Differenzierung als fädige Gebilde und nicht als Körnchenreihen. Aber auch die basalen Stäbchen der specifisch exkretorischen Zellen der Exkretionsorgane haben sich nicht als Körnchenreihen, wie einige Forscher es behaupteten, sondern als fädige Strukturen erwiesen. Stäbchenstrukturen wurden weiter gefunden im basalen Teile der Zellen der Speichelröhren der Parotis. Doch wurden in zahlreichen Fällen auch wirklich secernierende Zellen gefunden, deren Tätigkeit bestimmt von in Stäbchenform auftretenden Strukturelementen abhängt.

Drüsenzellen mit Fadenstrukturen beobachtete zuerst R. Heidenhain 1875 im Pankreas des Hundes, dessen Zellen er durch Macerierung mit 5%iger Lösung von neutralem chromsaurem Ammoniak isolierte. In denjenigen Teilen dieser Zellen, welche keine Körnchen zeigten, sah er bei 50° C mit der Längsachse der Zelle parallel verlaufende Fäden, welche nach der Abkühlung verschwanden. Ähnliche Strukturen fanden nach ihm mehrere andere auch in nach verschiedener Fixierung gefärbten Präparaten aus Verdauungsdrüsen, besonders aus dem Pankreas verschiedener Wirbeltiere. Unter diesen Arbeiten erregte das meiste Interesse die von Nussbaum, in welcher er — fast gleichzeitig mit Gaule, aber unabhängig von ihm — nachweist, daß an derselben Stelle, wo die Fädchen zu finden waren, besonders den basischen Farbstoffen gegenüber sich dem Nucleolus ähnlich verhaltendes Gebilde auftritt, das er »Nebenkern« nannte und welches seitdem der Gegenstand vieler Kontroversen war. Auf die Bildung des »Nebenkerns« aus den Fädchen machte K. Müller 1890 aufmerksam, indem er durch seine Versuche mit dem Salamanderpankreas bestimmt nachwies, daß die »Nebenkerne« am 6.—7. Tage nach der Fütterung sich stark vermehrten, dann langsam verschwanden, bis sich endlich, bei wiedereintretender Tätigkeit, an ihrer Stelle die basal liegenden Fädchen zeigten. In seiner 1899 erschienenen Arbeit berichtet Garnier von Fadenstrukturen in den Drüsenzellen der Submaxillaris, Parotis und des Pankreas; er beobachtete die Form- und Färbungsänderungen derselben während der Tätigkeit, hielt sie für mit besonderer Funktion begabte Protoplasma-, besser Zellkörperteile und nannte sie »Ergastoplasma«-fädchen. Ebenfalls in der Submaxillaris wies Solger Fädchen (nach ihm »Secretfibrillen«) nach. Neuerdings beobachtete Mathews solche Fädchen in nach verschiedener Fixierung gefärbten Präparaten, besonders vom Pankreas der niederen Wirbeltiere und bewies gegen Ogata und Platner ihre »plasmatische Natur«, richtiger gesagt, daß sie aus dem Zellkörper entstehen und nicht, wie Ogata und Platner es vom »Nebenkern« bzw. von den Fädchen der secernierenden Zellen angenommen hatten, aus dem Kern heraus wandernde Plasmosomen, d. h. chromatischer (chromidialer) Natur sind. Zu letzterer Folgerung veranlaßte die erwähnten Autoren das auffallend ähnliche Verhalten des »Nebenkerns« und des Nucleolus besonders Saffranin und Gentianaviolett gegenüber; es ist das aber, wie auch M. Heidenhain hervorhebt, kein sicheres Kriterium für eine richtige Beurteilung verschiedener intracellulärer Differenzierungen. Neuerdings wurde dieselbe Frage in den zusammenfassenden Arbeiten von Laguesse über das Pankreas und von Fiessinger über die Leber behandelt, wo man

eine interessante Vergleichung des Ergastoplasmas, der Plasmosomen und BENDAschen Mitochondrien findet.

Auch in Drüsen von Wirbellosen wurden secernierende Zellen mit Fadenstrukturen beschrieben. Im Hepatopankreas des Krebses beschrieb solche C. K. SCHNEIDER; die feinere Struktur derselben untersuchten APÁTHY und FARKAS mit genauer methodischer Analyse und bewiesen, daß die Fäden aus je einer »secernierenden Fibrille« und einer sie umhüllenden Substanz, dem werdenden Secrete, bestehen und daß diese Substanz eine nach dem Funktionszustande der Zelle verschiedene Färbbarkeit besitzt. Sie unterscheiden Secretfibrillen und secernierende Fibrillen, ebenso wie Secretgranula und secernierende Granula. Secretfibrillen sind in fädiger Form auftretendes, Secretgranula in Körnchenform auftretendes Secret; wogegen secernierende Fibrillen und secernierende Granula elementare Zellorgane darstellen, welche bei der Secretion eine bestimmte Funktion ausüben und nicht temporäre, obwohl großen Änderungen, namentlich Änderungen der Fixierbarkeit und Färbbarkeit (siehe APÁTHY [2]) unterworfene Gebilde sind. In der ersten accessorischen Drüse der Geschlechtsorgane des *Ancylus fluviatilis* Müll. beobachtete ich Fadenstrukturen — wie die eingehendere Untersuchung gezeigt hat, Lamellen — zeigende Zellen und die auffallenden Veränderungen derselben im Laufe der Tätigkeit, welche das Verhältnis des »Nebenkerns« zu den im APÁTHYschen Sinne secernierenden Fädchen in klares Licht zu setzen vermögen. Leider ist die Drüse nur in den von der Natur gegebenen verschiedenen Tätigkeitsstadien untersuchbar, da die experimentelle Beeinflussung, wie das bei Verdauungsdrüsen höherer Tiere mit Pilocarpin usw. möglich ist, teils wegen Kleinheit des Objekts, teils wegen anatomischer Verhältnisse der Drüse unmöglich ist.

Material und Untersuchungsmethode.

Die in die Ordnung Pulmonata, Unterordnung Basommatophora gehörenden *Ancylus fluviatilis* Müll. sammelte ich in dem durch Kolozvár fließenden Flusse Szamos und fixierte sie teilweise im ganzen, teilweise das betreffende Drüsenorgan isoliert in verschiedenen Fixierungsgemischen. Als das die in Frage kommenden Drüsenzellen am besten fixierende Mittel erwies sich der Sublimat-Alkohol nach APÁTHY (9 Vol. gesättigte Sublimatlösung in normalem Salzwasser + 1 Vol. alk. abs.). Außerdem versuchte ich Pikrinsublimatessigsäure, ZENKERsche, HERMANNsche und FLEMMINGsche Flüssigkeit; habe mich aber bald auf die letztere beschränkt.

Das fixierte Material wurde durch Ätheralkohol und 2%iges Celloidin in 4%iges Celloidin gebracht. Das 4%ige Celloidin mit dem Objekt wurde in Chloroformdämpfen gehärtet und nach dem Erstarren mit Chloroform übergossen. Die Objektstücke im zugeschnittenen Celloidinblock wurden durch das Apáthysche Ölgemisch

1 Gew.-Teil krist. Karbolsäure,
2 Gew.-Teile Chloroform,
4 Gew.-Teile Cedernholzöl (Merck) für Einbettungszwecke,
2 Gew.-Teile Origanumöl,
1 Gew.-Teil Alk. absolutus,

worin die Blöcke etwa 12 Stunden lang verweilen, in Benzol gebracht. Nach mehrmaligem Wechsel des Benzols kommt der Celloidinblock direkt ins Paraffin. Das Paraffin wird zwei- bis dreimal gewechselt. Die von Paraffin gut durchtränkten Celloidinblöcke werden zwischen zwei Glasplättchen, damit sie planparallel erstarren, abgekühlt.

Die aus dem auf diese Weise behandelten Materiale gewonnenen 5—10 μ dicken Schnitte wurden mit Apáthyscher und Malloryscher Dreifachfärbung, die in Hermannscher und Flemmingscher Flüssigkeit fixierten in Apáthys Hämateinlösung I. A und in Heidenhains Eisenalaunhämatoxylin gefärbt. Die Apáthysche Dreifachfärbung erwies sich als die beste; die nach Apáthy gefärbten Präparate zeigen die einzelnen Strukturbestandteile der Drüsenzellen in verschiedenen Tätigkeitszuständen am besten differenziert und ermöglichen auf diese Weise die Beurteilung ihrer verschiedenen Natur. Vergleichsweise wurde noch mit Muchämatein und Toluidinblau gefärbt.

Allgemeines über die erste accessorische Drüse der Geschlechtsorgane.

Bevor ich zur Beschreibung der speziellen Struktur der Drüsenzellen schreite, erscheint es mir notwendig, die Topographie der Drüse selbst und wie sie sich topographisch und physiologisch zu den Geschlechtsorganen verhält, darzustellen[1]).

Die Drüse befindet sich in der hinteren linken Hälfte der Eingeweidehöhle und während der Tätigkeit füllt sie ungefähr ein Fünftel derselben aus; von unten und rechts zieht sie nach oben und links; in den dem Fuße näher liegenden Frontalschnitten finden wir sie mehr rechts (s.Fig. 2),

---

[1]) Lacaze-Duthiers gibt eine sehr präzise und schöne Beschreibung der anatomischen Verhältnisse, ich trachte dieselben nur topographisch möglichst klar zu legen.

in den apicalwärts liegenden Frontalschnitten mehr links. An Form ist sie zusammengedrückt, was durch den von andern Organen, besonders von dem mit Quarzkörnchen gefüllten Magen ausgeübten Druck erklärt werden kann.

Die gabelartig verästelten Acini münden zusammen (s. Fig. 5) und ein gemeinsamer Ausführungsgang führt das Secret in das sogenannte Sieb (crible seu carrefour Lacaze-Duthiers), in welchem der Zwittergang, der Eileiter, die zweite accessorische Drüse und das Vas deferens zusammentreffen (s Fig. 3 u. 4). Das Sieb, so genannt, da es die Geschlechtsprodukte der beiden Geschlechtsleiter sozusagen durchsiebt, ist der obere erweiterte Teil des Eileiters (Oviductus); da sich in demselben das Produkt der ersten accessorischen Drüse sammelt und dadurch zu den Eiern als Nahrung, zu den männlichen Geschlechtszellen als schleimartige Substanz zugeführt wird, will ich dasselbe, auf Anraten von Prof. v. Apáthy Secretsammelblase nennen. Der Zwittergang geht von der Zwitterdrüse aus, welche im Körper apical und etwas nach hinten liegt (s. Fig. 1). Über die Lage des Zwitterganges und der sonstigen in der Secretsammelblase sich treffenden Gänge orientieren wir uns am besten durch Rekonstruktion des Organes mit Hilfe einer vom Apex ausgehenden frontalen Schnittreihe; die auf diese Weise rekonstruierten Abbildungen, Fig. 3 und 4, veranschaulichen die Verhältnisse der Secretsammelblase und ihrer Umgebung in ihrer wirklichen gegenseitigen Lage. So können wir uns überzeugen, daß der Zwittergang zunächst einen mit als Vesiculae seminales dienenden Seitenausbuchtungen versehenen Abschnitt aufweist, dann eine Strecke gerade nach unten verläuft, um darauf, von rechts eine kleine Krümmung beschreibend, in die Secretsammelblase an der oberen Spitze derselben (Fig. 3 u. 4 *zg*) einzumünden. Dicht bei seiner Einmündung finden wir die in die Secretsammelblase führende Öffnung des Vas deferens (Fig. 3 u. 4 *vd*), die mit einem dreigabeligen und blind endigenden Drüsengange, als Anhang versehen ist. In mehr ventralen Schnitten finden wir den an der rostralen Seite der Secretsammelblase einmündenden Eileiter (Fig. 3 u. 4 *od*), dessen unvermittelte Fortsetzung die große schleimbildende zweite accessorische Drüse ist. Etwas nach unten, an der Ventralseite der Secretsammelblase mündet von links, ziemlich ausgebuchtet der Ausführungsgang der ersten accessorischen Drüse (Fig. 3 u. 4 *gl.a.p*). Diese beiderseitig liegenden Ausbuchtungen ziehen sich abwechselnd zusammen und führen auf diese Weise, wie durch einen motus peristalticus, das Secret weiter. Die Notwendigkeit derartiger Bewegungen ist umso verständlicher, da das Lumen des Ausführungsganges nicht mit Cilien ausgekleidet ist. Die Apáthysche Dreifach-

färbung zeigt uns das Secret aus zweierlei Substanzen bestehend. Es sind im Lumen der Drüse Secretpartikelchen zu sehen, welche sich (durch das Ammoniumpikrat) hellgelb färben, also eiweißartig sind, und solche, die sich (durch die Hämateinlösung I. A.) violett und mit Muchämatein blau färben, also Schleim darstellen.

Über die Topographie der Drüse orientiert, können wir nun zur Besprechung ihrer histologischen Struktur übergehen. Wie oben schon erwähnt, ist die Drüse aus großen, gabelig sich verästelnden Acini zusammengesetzt (Fig. 5); die dieselben bildenden Zellen sind besonders während der Tätigkeit der Drüse beinahe alle von gleicher Größe und kubisch. Die Acini werden von außen, teils von verästelten, flachen, teils von den die Eingeweide einhüllenden bläschenartigen Bindegewebszellen, den Polsterzellen Apáthys (Langersche Bläschen) [3] eingehüllt. Diese Bindegewebszellen sind gut zu beobachten an den in Pikrin-Sublimat-Essigsäure oder Zenkerscher Flüssigkeit fixierten - Präparaten; andere Fixiermittel zerstören sie fast völlig so, daß sie kaum wahrzunehmen sind. Den ersten zwingenden Nachweis, daß es sich hier um wirkliche Blasen mit eigener Wandung handelt, erbrachte gegen Kollmann, der dieses blasige Bindegewebe für ein Lacunensystem hielt, Apáthy in seiner Arbeit über die »Histologie der Najaden« bereits 1884 [3]. Unter anderem vermochte er die Polsterzellen zu isolieren; er injizierte auch verdünnte Tusche in den Körper des Tieres. Dieselbe zeigte sich zwischen den Langerschen Bläschen und die einzelnen Zellen erschienen dadurch voneinander scharf getrennt.

Die Struktur der Zellen der ersten accessorischen Drüse.

Ich konnte die Drüsenzellen in drei verschiedenen Stadien untersuchen:

1. am Anfang der Tätigkeit,
2. während der Tätigkeit und
3. nach der Tätigkeit in einem völlig erschöpften und erschlafften Zustande.

Alle Zellen einer Drüse treten auf einmal in Tätigkeit, so daß Zellen in verschiedenen Tätigkeitszuständen nebeneinander in einer Drüse nie zu finden sind. Um die Tätigkeit verfolgen zu können, muß man Drüsen von verschiedenen Tieren verarbeiten und die gewonnenen Bilder vergleichen.

Am Anfang der Tätigkeit sind in axialen Schnitten, welche also vertical auf der Oberfläche des Drüsenepithels stehen, in den kubischen

Zellen drei Zonen zu unterscheiden: 1. die basale dünne, fein alveoläre, 2. die scharf sich abhebende, radiär gestreifte und 3. die bis zur freien Oberfläche der Zelle reichende, grobalveoläre Schicht (s. Fig. 6). Die basale, feinalveoläre Schicht mit von kaum gefärbten Wänden begrenzten Alveolen zeigt keine besondere Strukturelemente und keine auffallende Veränderungen während der Funktion. Die auf dieselbe folgende streifige Zone ist während der Tätigkeit am breitesten und zeigt im Verlaufe der Tätigkeit die auffallendsten Veränderungen. Die Streifen verlaufen leicht wellig mit der Achse der Zelle parallel. Sie erstrecken sich bis zum Zellkern und neben dem Zellkern vielfach beinahe bis zur freien Oberfläche der Zellen. Sie verlaufen getrennt voneinander, ihre beiden Enden verdünnen und verlieren sich in einer Subtanz, welche diese streifige Zone des Zellkörpers färberisch scharf von den zwei andern Zonen trennt. Die Streifen färben sich in diesem Stadium mit Hämateinlösung I. A. grauviolett, mit Toluidinblau tiefblau, doch wird diese Toluidinblaufärbung bald diffus. Mit Mayerschen Muchämatein zeigen die Streifen keine vom übrigen Zellkörper abweichende Farbenreaktion. Dadurch ist es ausgeschlossen, daß die Streifen von einer schleimartigen Substanz eingehüllte feinere Fäden wären, wie das Apáthy und Farkas in den Zellen des Hepatopankreas des Flußkrebses beobachteten, wo sie in den Alveolenwänden gelegene und eigentlich ungefärbte feine Fädchen durch allmähliche Ausziehung der mit Hämateinlösung I. A. erzielten Farbe nachweisen konnten. Gefärbt war eben die die an und für sich ungefärbten Fäden einhüllende Substanz, nämlich das produzierte Secret.

Die durch die streifige Zone der Zelle führenden tangentialen Schnitte, welche also vertical auf die Zellachse stehen, zeigen ebenfalls Streifen, und zwar teils durch den ganzen Zellkörper verlaufende, teils kürzere Linien (Fig. 7). Dieser Umstand beweist schon an und für sich, daß die in den axialen Schnitten gefundenen Streifen eigentlich Durchschnitte von lamellenartigen Gebilden darstellen. Bestimmt können wir uns davon überzeugen an solchen axialen Schnitten der Zellen, welche parallel mit den Lamellen verlaufen. Es ist an solchen Bildern klar zu sehen, daß die Lamellen, lamellenartige Elementarorgane der Zelle, hie und da von mehr oder weniger axial verlaufenden Öffnungen durchlöchert sind und an ihrem oberen Rande wie ausgefranst aussehen und in dünne Fortsätze übergehen, welche in die dritte Zone des Zellkörpers hineinragen. Ähnlich fand bereits Zimmermann in den Zellen der Tränendrüse des Menschen, daß es sich auch dort nicht um Fädchen, sondern um Lamellen handelt, da er sowohl im axialen, wie im tangentialen Schnitte ein streifiges Aussehen der Zellen beobachtete. In unserm Ob-

jekte sind die Lamellen sehr oft um die Zellachse gebogen, gekrümmt, worauf die in den tangentialen Schnitten gekrümmten Linien (Fig. 7) hinweisen. Dieser Umstand erklärt es, daß axiale Schnitte, wie sie auch sonst verlaufen, stets mehr oder weniger von der Streifung zeigen, letztere aber selten so scharf ausgeprägt ist, als es beim Vorhandensein von ebenen Lamellen, in gewissen Richtungen, der Fall wäre. Am wenigsten gekrümmt sind die bis zum Kern reichenden Lamellen, weshalb man in axialen Schnitten noch am ehesten basal vom Kerne eine scharfe Streifung zu sehen bekommt.

In der dritten Zone (3) der Zelle sind größere und kleinere Alveolen zu sehen, deren Wände am Anfange der Tätigkeit dick und hie und da von einem dichteren homogenen Protoplasma gebildet werden, welche Stellen, wie die axialen Schnittbilder zeigen, in die Fortsetzung der Lamellen fallen und eine ähnliche, aber nicht so intensive Färbung zeigen (Fig. 8 u. 9). In den Wänden der Alveolen, beziehungsweise in sekundären Lumina, finden wir hie und da sehr feine, sich blauviolett färbende Secrettröpfchen. In derselben Zone sehen wir den ellipsoidischen Kern, der ein sehr fein verteiltes Chromatin und beinahe in der Mitte einen kugeligen großen Nucleolus mit stärker tingierbarer Außenzone zeigt (Fig. 8, 9 u. 10).

Das zweite Stadium der Drüsenzellen, in welchem ich sie untersuchen konnte, ist die Zelle während der Tätigkeit, richtiger bereits gegen das Ende der Tätigkeit. Die Zellen zeigen in diesem Stadium die größten Dimensionen (Fig. 11). In axialen Schnitten finden wir dieselben drei Zonen, wie im vorigen Stadium, nur noch schärfer differenziert. Die basale alveoläre Zone ist noch schmäler geworden. Die Lamellenzone hebt sich scharf hervor und reicht nirgends höher als bis zum Kern. Die innere alveoläre Zone erreicht die größte Ausdehnung; die Wände ihrer Alveolen sind dünn, es haben sich bereits sekundäre Alveolen gebildet, diese sind stark aufgetrieben und mit von Hämateinlösung I. A. blauviolett gefärbtem Secret prall gefüllt. Da diese secundären Alveolen verschieden geformt sind und miteinander anastomosieren, so nehmen auch die sie füllenden Secretmassen verschiedene Formen an.

Die Färbung betreffend sind die Zellkörper und besonders die Lamellen nach Apáthyscher Dreifachfärbung viel blasser, als im vorigen Stadium, sie zeigen eine graublaue Farbe. Es ist also mit Sicherheit anzunehmen, daß die Färbbarkeit der Lamellen während der Tätigkeit vom ersten bis zum zweiten Stadium mit der Zunahme des Secretes allmählich abnimmt; es besteht sozusagen ein entgegengesetztes Verhältnis zwischen beiden. Nicht als ob die Substanz der Lamellen in Drüsen-

substanz übergehen würde, sondern nur weil den verschiedenen Funktionszuständen der Lamellen eine verschiedene Färbbarkeit im Sinne Apáthys entspricht. Dieselben Erscheinungen beobachtete Garnier [1] an den fädigen Zellgebilden, welche er in den Zellen der Submaxillardrüse des Menschen als sogenanntes Ergastoplasma beschrieb. Nach Garnier verloren dieselben ihre basophile Natur völlig, als die Zellen sich mit Secretkörnchen füllten; färbten sich aber intensiv, wenn die Zellen nur wenig Secretkörnchen enthielten, also am Anfang der Tätigkeit waren. Dasselbe Verhältnis zwischen dem Zellkörper und der Bildung der Secretgranula wurde auch an anders strukturierten Drüsenzellen beobachtet. Ähnliche Verhältnisse fand Apáthy [1] in den Halsdrüsenzellen der Hirudo medicinalis, deren zwei von ihm als C- und D-Stadium unterschiedene Zustände sich eben durch diese färberische Verschiedenheit des Zellkörpers unterscheiden: das C-Stadium entspricht dem Ruhezustande der Drüsenzellen, in welchem sich die Wabenstruktur des Zellkörpers intensiv violett färbt; das D-Stadium dem Zustande der Zellen während der Tätigkeit, in welchem die Wabenstruktur des Zellkörpers ihre intensive Violettfärbung vollständig verliert.

Die in verschiedenen Drüsenzellen der Wirbeltiere vorkommenden fädigen Strukturbestandteile hält Koiransky für nucleärer Herkunft und erklärt sie für den Mitochondrien analoge Gebilde. Diese Auffassung ist aber unhaltbar, ebenso für die von mir untersuchten Drüsenzellen, als auch für die von Koiransky selbst untersuchten und zwar weil die fädigen (bzw. lamellären) Elemente mit gewöhnlichen Methoden darstellbare und gewisse bestimmte Veränderungen zeigende Zellbestandteile (nach Apáthy elementare Zellorgane) sind, die Mitochondrien dagegen (obwohl vielleicht auch Vorstufen der Bildung gewisser elementarer Zellorgane) nur durch gewisse spezielle Behandlungsmethoden darzustellen sind, wie allgemein bekannt, am besten nach Fixierung mit Flemmingscher Flüssigkeit durch Färbung mit Bendas Kristallviolett oder Heidenhains Eisenalaunhämatoxylin. Ich färbte die untersuchten Drüsenzellen auch nach den zwei letzten Methoden, fand in ihnen aber keine besonderen dadurch darstellbaren Gebilde. Hoven hält die in Pankreaszellen von mehreren Autoren beschriebenen fädigen Elemente ebenfalls für Mitochondrien; meiner Meinung nach verfiel er dabei in denselben Irrtum wie Koiransky. Diesbezüglich teile ich die Meinung Fiessingers, der die Analogisierung der morphologisch ähnlichen, methodisch aber so verschiedenen beiden Gebilde für unrichtig hält. Dazu kommt noch bei unserm Objekte, daß jene Gebilde nicht körnchenförmig und auch nicht fädig sind, sondern Lamellen, und zwar wahrscheinlich elementare

Lamellen im Sinne Apáthys darstellen, indem sie nicht aus Nebeneinanderreihung von Fäden, sondern vom Anfang an als Lamellen entstehen.

Im Zustande der Erschlaffung und Erschöpfung zeigen die Drüsenzellen ein vom vorigen völlig abweichendes Bild, so daß es beim ersten Anblick scheinen möchte, es wären dies ganz andere Zellen (Fig. 12). Die Zellen sind auf ein Fünftel der Größe der auf dem Höhepunkt der Tätigkeit stehenden Zellen verkleinert; ihre Form ist verändert, sie sind länglich, mehr zylindrisch geworden. Der Zellkern zieht sich in den basalen Teil der Zelle zurück und im Zellkörper finden wir mehrere ring- oder röhrenförmige, meist zusammengeballte konzentrisch geschichtete Gebilde (Fig. 12*Kl*), welche größtenteils zwischen dem Zellkern und der freien Oberfläche der Zelle stehen. Sie entsprechen den von Nussbaum und Gaule in den Pankreaszellen gleichzeitig entdeckten sogenannten »Nebenkernen«, denen jene Autoren eine besondere Bedeutung bei der secernierenden Tätigkeit der Zelle zuschrieben und so den Kern in Zusammenhang mit der Secretion brachten. Schon 1890 verwies K. Müller darauf, daß die »Nebenkerne« infolge der schlechten Fixierung der erschöpften Drüsenzellen mit dem Zellkern in Verbindung zu sein scheinen und nichts anderes seien, als durch Zusammenballung der secernierenden Fibrillen — richtiger Lamellen — zustande gekommene Gebilde. Es ist nichts vorhanden, was die Herleitung der Gebilde vom Zellkerne berechtigen würde und es ist sicher anzunehmen, daß Garnier [2] und die übrigen Autoren Bilder von schlecht fixierten Zellen vor sich hatten, als sie den »Nebenkern« für einen Teil des sich amitotisch teilenden Zellkernes erklärten.

In dem Zellkörper der im Stadium 3 befindlichen Zellen finden wir außer dem einheitlichen, konzentrisch geschichteten Klumpen neben dem Kern hie und da vereinzelte kleinere bogen- und ringförmige Gebilde (Fig. 13). Letztere machen es sehr naheliegend, daß es sich hier um Querschnitte einzelner zusammengerollter Lamellen handelt, da es sehr leicht ist, auch innerhalb einer und derselben Zelle eine Übergangsreihe vom leicht welligen, oder bogenförmigen zum völlig ringförmigen Aussehen dieser Gebilde zusammenzustellen.

Je besser in meinen Präparaten im allgemeinen die Fixierung der Zellen ist, umso zahlreicher finde ich die einzelnen zu Röhren zusammengebogenen Lamellen und um so weniger die größeren konkretionsartigen Gebilde. Die beste Fixierung dieses Zustandes ergab die Flemmingsche Flüssigkeit mit beinahe nur Ringen bzw. Röhrchen (Fig. 13); viel schlechter erwies sich für dieses Stadium der Sublimat-Alkohol (s. oben), und in so fixierten Präparaten finde ich vorwiegend große, konkretionsartige

Klumpen (Fig. 12). Also meine ich, es sei ein Charakteristikum dieses Stadiums, daß sich die secernierenden Lamellen durch die Fixierung dieses Stadiums zu Röhrchen zusammenkrümmen; charakteristisch ist aber für dieses Stadium auch die schlechte Fixierbarkeit der Zellen, so daß sich die Lamellen sehr leicht nicht einzeln zusammenkrümmen, sondern sich während ihres Zusammenkrümmens auch zusammenballen, wodurch die geschichteten Klumpen entstehen. Dieselben Bilder finde ich in allen Präparaten, welche ich seit November 1911 herstellte. Das Material sammle ich monatlich und es ist mit Sicherheit zu erwarten, daß die im Ruhestadium (3) gefundenen Gebilde mit Eintritt der Geschlechtstätigkeit im Laufe des Sommers in die in der basalen Zone sich ordnenden secernierenden Lamellen übergehen werden.

Zusammenfassung.

In den untersuchten Drüsenzellen können wir mit aller Sicherheit ein System von Lamellen nachweisen. Die Lamellen stellen elementare Zellorgane dar, welche sich bei der Secretionstätigkeit aktiv beteiligen und dem entsprechend im Laufe der Tätigkeit gewisse streng bestimmte morphologische und mikrochemische Veränderungen zeigen, aber nicht selbst in das Secret übergehen. Es ist das ein neuer spezieller Beweis für die richtige Auffassung Apáthys der allgemeinen Physiologie der Drüsenzellen, nach welcher die secernierenden, elementaren Zellorgane, secernierende Granula, Fibrillen, Lamellen und die Produkte der Secretion, Secretgranula, Secretfibrillen und Secretlamellen streng auseinanderzuhalten sind.

Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. Stefan von Apáthy spreche ich für gütigst erteilten Rat und vielseitige Unterstützung bei dieser Arbeit meinen verbindlichsten Dank aus.

Kolosvár, im März 1912.

Literaturverzeichnis.

Apáthy, St. [1.] Beschaffenheit und Funktion der Halsdrüsen von Hirudo medicinalis L. Értesitö. Berichte der math.-naturw. Sektion des Siebenbürg. Museumvereins. II. Medic. Abt. XIX. Bd. 1897. S. 37—77. Taf. IV—VI.

—— [2.] A rögzithetöség és a fösthetöség különbözösége, mint az élettani állapot változásainak jele az idegrendszerben. (Fixierbarkeit und Färbbarkeit als Zeichen der Veränderung des physiologischen Zustandes.) Akadémiai Értesitö. (Bericht der ung. Akad. d. Wissenschaften.) Budapest, XIX. kötet, 1908. 8—9 füzet. p. 401—411.

Apáthy, St. [3.] Tanulmány a Najadeák szövettanáról (Studien über die Histologie der Najaden). Ertekezések a természettudományok köréből (Verhandl. d. ung. Akad. d. Wissen. aus dem Gebiete d. Naturwissenschaften). XIV. Köt. VIII. sz. 1884. 119 p., 4 tab. (Deutscher Auszug im Biol. Centralbl. VII. Bd. 1887. S. 621—630.)

Apáthy, St. und Farkas, B. Beiträge zur Kenntnis der Darmdrüsen des Flußkrebses. Naturwiss. Museumshefte. Mitteilungen aus der Naturw. Kl. I. Bd. 1906. Hft. 1—2. S. 117—150. Taf. III.

Fiessinger, N. La cellule hépatique particulièrement chez les mammifères et chez l'homme. Revue général d'histologie. Paris 1911. Tome IV. Fasc. 13.

Gaule, J. Kerne, Nebenkerne und Cytozoen. Centralbl. f. d. mediz. Wissenschaften. 1881. Nr. 31.

Garnier, Charles [1.]. Les filaments basaux des cellules glandulaires. Bibliogr. Anatomique. 5e année. 1897. p. 278—289.

—— [2.] De quelques détails cytologiques concernant les éléments séreux des glandes salivaires du rat. — Bibl. Anat. Tome VII. 1899. p. 217—224.

Heidenhain, M. Plasma und Zelle. Jena 1907. G. Fischer.

Heidenhain, R. Physiologie der Absonderungsvorgänge. Hermanns Handbuch der Physiologie. Bd. V. Leipzig 1883.

Hoven, Henri, Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. Anat. Anz. XXXVII. Bd. 1910. S. 343—351.

Koiransky, E., Über eigentümliche Gebilde in den Leberzellen der Amphibien. Anat. Anz. Bd. XXV. 1904. S. 435—456.

Lacaze-Duthiers, Henri. Des organes de la réproduction de l'Ancylus fluviatilis. Arch. de Zool. expérim. et génér. 3e sér. Tome VII. 1899. p. 33—120. Pl. III—VIII.

Laguesse, E. Le pancréas. Revue générale d'Histologie. Tome I. Fasc. 4. Paris 1905.

Mathews, A. The changes in structure of the pancreas cell. Journ. of Morphol. Vol. XV. 1899. Suppl. p. 171—216. Pl. X—XI.

Müller, K. Die Secretionsvorgänge im Pankreas bei Salamandra maculata. Inaug. Diss. Halle 1890. C. A. Kaemmerer. 33 S.

Nussbaum, M. Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.

Ogata, M. Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Secretion. Arch. f. mikr. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1883.

Schneider, C. K. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902. G. Fischer.

Zimmermann, K. W. Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. 2. Die Tränendrüse des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII. 1898. S. 569 bis 582. Fig. 2—13.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeines. Sämtliche Figuren sind, mit Ausnahme von Fig. 1, mit dem Apáthyschen Zeichenapparat (weitere Modifikation des Zeichenapparates Abbe-Apáthy) verfertigt; Fig. 6—13, Zellen der ersten accessorischen Drüse der Geschlechtsorgane, mit homogener Immersion (Reichert 1/12″) und Huyghensschem Ocular 4, bei eingeschobenem Tubus und bei einer Entfernung von 130 mm zwischen oberem Ocularrand und Zeichenfläche, was eine Vergrößerung 800/1 ergab.

Fig. 2—12 nach Fixierung in Sublimatalkohol (konzentrierte Sublimatlösung in normalem Salzwasser 9 Volumteile + Alk. absolutus 1 V.-T.) und Apáthyscher Dreifachfärbung (Hämateinlösung I. A. und Rubin-Ammoniumpikrat: 2 g Rubin S + 8 g Ammoniumpikrat + 890 g H_2O + 100 g Alk. abs.), Fig. 13 nach starker Flemmingscher Lösung und Eisenalaunhämatoxylin.

c.p = Polsterzellen;
concr = Durchschnitt der zusammengeballten Lamellen;
d.e = Ausführungsgang der ersten accessorischen Drüse;
duct.⚥ = Zwittergang;
f = durchschnittene Fransen der secernierenden Lamellen;
gl.⚥ = Zwitterdrüse;
gl.a.p = erste accessorische Drüse;
gl.a.s = zweite accessorische Drüse;
g.s = Secretgranula;
h = Leber;
l.conv = zu Röhrchen zusammengerollte Lamellen;
l.s = secernierende Lamelle;
N = Nucleus;
n = Nucleolus;
o.d = Oviductus;
p = Pallium;
pe = Penis;
r = Niere;
s.o.g = supraösophageales Ganglion;
v.d = Vas deferens;
v.s = Secretsammelblase.

Tafel VII.

Fig. 1. *Ancylus fluviatilis* aus der Schale herauspräpariert. Vergr. 20.

Fig. 2. Transversaler Schnitt aus der Gegend des supraösophagealen Ganglions. Darm blau, Geschlechtsorgane grün, Nieren rot, Nervensystem violett. Vergr. 40.

Fig. 3. Secretsammelblase mit den hineinmündenden Gängen aus Frontalschnitten rekonstruiert. Von der ventralen Seite gesehen. Vergr. 70.

Fig. 4. Dasselbe wie Fig. 3 von der Rückenseite gesehen. Vergr. 70.

Tafel VIII.

Fig. 5. Durchschnitt von zwei dichotomisch verzweigten Acini der ersten accessorischen Drüse mit dem Ausführungsgang. Vergr. 70.

Fig. 6. Axialschnitt durch Zellen der ersten accessorischen Drüse. Drüsenzellen am Anfang der Tätigkeit (Stadium 1). Vorwiegend mit der Zellachse parallele Streifung, welche durch Längsschnitte der secernierenden Lamellen entsteht.

Fig. 7. Tangentialschnitt durch die Zellen (Stadium 1). Querschnitt der Lamellen, welche zusammen mit den in voriger Figur dargestellten Längsschnitten, die Lamellennatur dieser secernierenden Elementarorgane beweisen.

Fig. 8. Mit den secernierenden Lamellen paralleler Schnitt (Stadium 1). Die secernierenden Lamellen fransen sich gegen die dritte Zone auf.

Fig. 9. Durch die Gegend des Kernes geführter Tangentialschnitt. Alveoläre Struktur der dritten Zone des Zellkörpers mit Querschnitten der Fransen, in welche sich die Lamellen gegen die freie Zelloberfläche zu ausziehen.

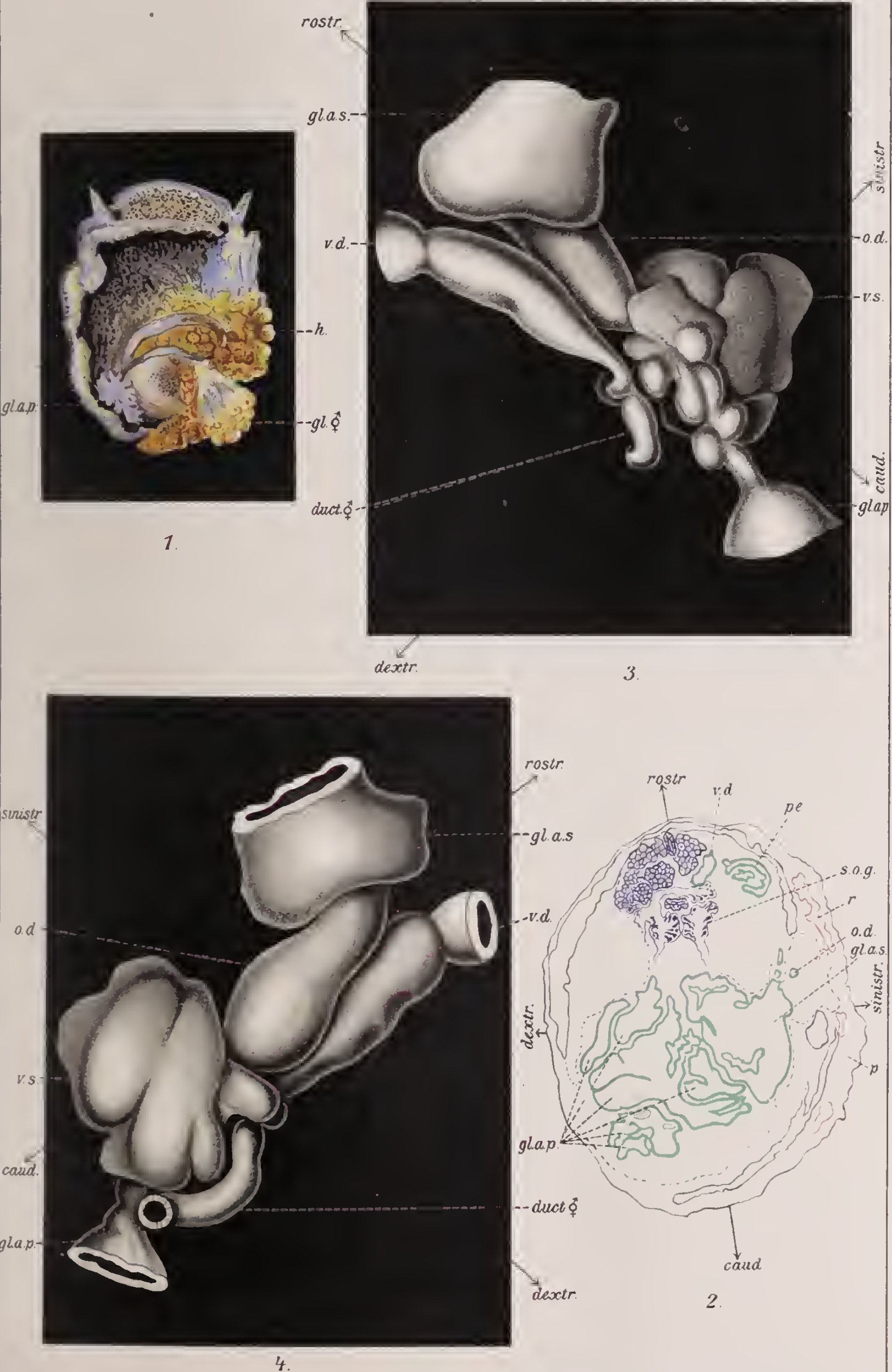
Fig. 10. Axialschnitt der Drüsenzellen während der Tätigkeit (Stadium 2). Die secernierenden Lamellen gehen in die Alveolenwände über; Secrettropfen in sekundären Alveolen.

Fig. 11. Axialschnitt. Die Zellen mit Secret gefüllt; secernierende Lamellen verkürzt, auf die Zone zwischen Kern und Basalzone beschränkt.

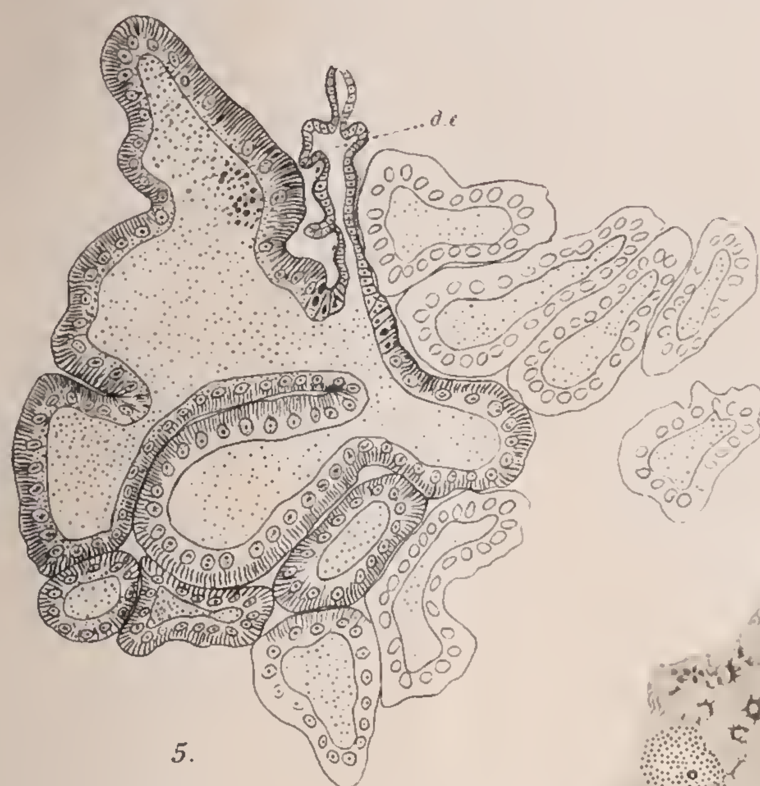
Fig. 12. Axialschnitt. Die Zellen im Zustande der Erschöpfung (Stadium 3). Die Lamellen infolge abgenommener Fixierbarkeit zu konzentrisch geschichteten Klumpen zusammengeballt.

Fig. 13. Schräger Tangentialschnitt (Stadium 3). Die Lamellen, trotz abgenommener Fixierbarkeit, zu Röhrchen zusammengekrümmt, einzeln erhalten.





S. Ebner del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



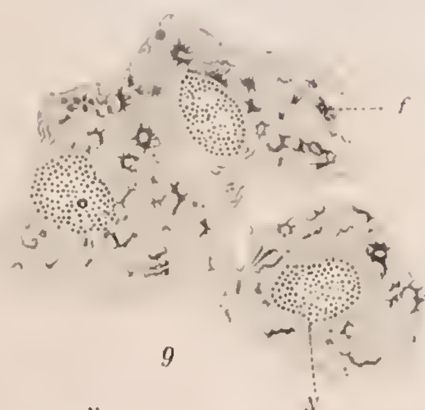
5.



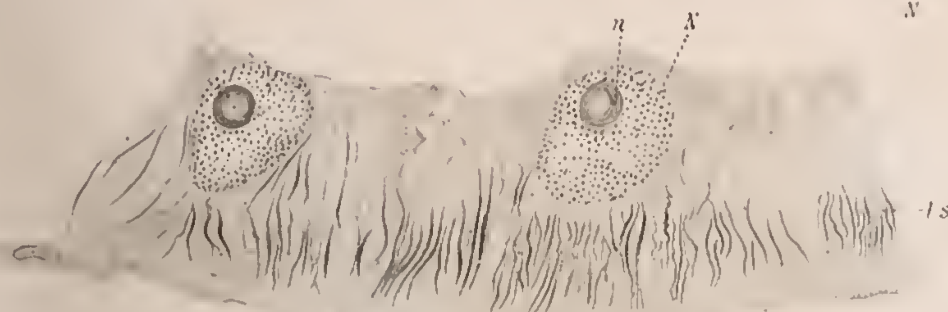
7.



12.



9



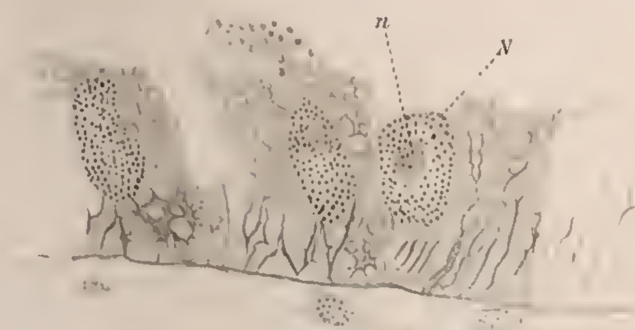
6.



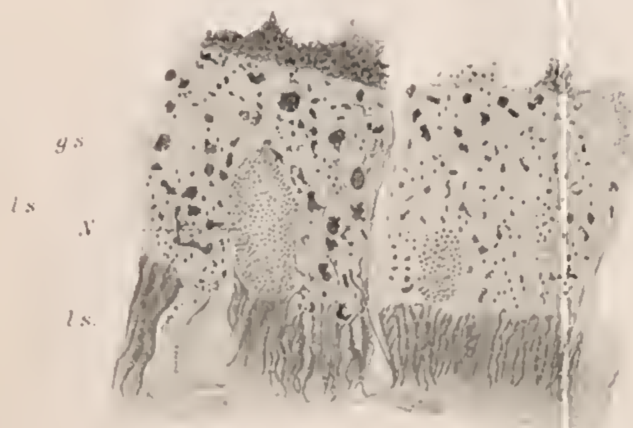
8.



13



10



11.

S. Ebner del. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Le basi citologiche di una nuova sistematica del genere Artemia.

Sulla dipendenza tra il numero dei cromosomi delle cellule germinative, e la grandezza dei nuclei delle cellule somatiche dell' Artemia salina univalens di Cagliari, e dell' Artemia salina bivalens di Capo d' Istria.

Del

Dottore Cesare Artom.

(Dall' Istituto di Fisiologia della R. Università di Genova.)

Con Tavole IX e X.

Introduzione.

Nelle conclusioni contenute in un mio recente lavoro (5) l'*Artemia salina sessuata* di Cagliari e l'*Artemia salina partenogenetica* di Capo d'Istria sono considerate come due specie naturali, nettamente separate tra loro. Tale separazione non è però basata su caratteri morfologici, perchè le Artemie delle due predette località non presentano tra loro differenze somatiche abbastanza appariscenti, da giustificare per esse una separazione sistematica.

Tale separazione sistematica trova invece le sue basi su caratteri citologici e biologici, caratteri che io ritengo per lo meno tanto importanti, quanto quelli morfologici comunemente messi in rilievo dai sistematici.

Risulta infatti dalle mie osservazioni che le Artemie delle due predette località si differenziano in modo costante, non solo per il numero diverso dei cromosomi delle cellule germinative, ma ancora per la divergenza assoluta nel modo di maturazione di tali cellule, divergenza la quale conduce di necessità l'uovo dell'una *Artemia* (Cagliari) alla riproduzione per atto fecondativo, mentre conduce l'uovo dell'altra *Artemia* (Capo d'Istria) alla riproduzione per partenogenesi.

L'*Artemia salina* di Capo d'Istria costituisce così un caso del tutto nuovo e sino ad ora isolato (per quanto a me consti) in tutta la serie degli organismi animali.

Infatti, se sono bene conosciute parecchie specie animali (*Ascaris megalocephala*, *Helix pomatia*, *Echinus microtuberculatus*, ecc.), in seno alle quali esistono varietà a numero semplice ed a numero doppio di cromosomi (17, p. 160), è pur vero che in tali varietà il modo di riprodursi é sempre quello normale; non avvenendo cioè mai per tali varietà, quanto avviene invece con una costanza e regolarità perfetta per l'*Artemia salina* di Capo d'Istria, in cui il fatto del raddoppiamento del numero dei cromosomi é concomitante con un'evoluzione completamente diversa delle cellule germinative e di conseguenza con un differente modo di riproduzione.

Come già è stato notato, nella serie degli organismi vegetali, si riscontrano invece parecchie specie e varietà, che offrono un parallelismo dei più perfetti col caso dell'*Artemia salina* (4).

Infatti in alcune specie e varietà dei generi *Alchemilla*, *Antennaria*, *Hieracium*, ecc., si osserva per l'appunto come nel caso dell'*Artemia salina* di Capo d'Istria, che la specie o varietà a numero doppio di cromosomi si riproduce esclusivamente o per partenogenesi o per apogamia, mentre la specie o varietà a numero semplice di cromosomi si riproduce (come l'*Artemia salina* di Cagliari) nel modo normale e cioè per atto fecondativo.

A differenza poi ancora di quanto avviene per le varietà a numero semplice e a numero doppio di cromosomi delle sopra citate specie animali, le quali trovansi per le più mescolate nella stessa località, le due Artemie (*univalens* di Cagliari e *bivalens* di Capo d'Istria) sono geograficamente isolate in modo perfetto. Ma se anche esse si trovassero mescolate nello stesso luogo, (fatto il quale può essere artificialmente provocato, adattandosi l'*Artemia salina* di Capo d'Istria in modo perfetto a svilupparsi ed a vivere, come risulta dai miei esperimenti [4], alle diverse condizioni d'ambiente che offrono le acque delle saline di Cagliari), è da escludere però in modo assolute ch'esse possono tra loro incrociarsi.

E ciò perchè i gameti delle due Artemie sono tra loro diversi, non solo per il numero diverso di cromosomi, ma anche per la loro intima struttura, provenendo essi da cellule germinative di cui l'evoluzione è completamente divergente.

Risulta quindi che per questa impossibilità all'incrocio, per questa esclusione cioè assoluta che le caratteristiche di una specie possano coll'ibridazione mescolarsi con quelle dell'altra specie, l'*Artemia salina*

di Cagliari è geneticamente isolata in modo perfetto da quella di Capo d'Istria.

In conclusione se anche si volesse tener conto solo di questo fatto, le due Artemie dovrebbero indubbiamente essere considerate come due specie naturali nettamente isolate tra loro (13).

Colle presenti ricerche ho voluto convalidare maggiormente la separazione sistematica delle due Artemie di Cagliari e di Capo d'Istria.

Per tale scopo, ho assunto come carattere di distinzione un'altro dato citologico di grande importanza, e cioè la differenza in grandezza dei nuclei delle cellule somatiche delle due Artemie, differenza la quale è per certi tessuti così notevole, da emergere sempre a prima vista, anche dietro osservazione superficiale.

A maggior ragione; alla stregua cioè anche di questo carattere, le due Artemie sono perfettamente definibili come due specie diverse; e poche volte credo possa avvenire che la diagnosi e la definizione esatta della specie trovi le sue basi su di un carattere altrettanto fisso ed immutabile.

Infatti la grandezza dei nuclei delle cellule somatiche di un organismo, dipende della quantità di sostanza cromatica in essi nuclei contenuta; ed esso è in definitiva un carattere strettamente dipendente dalla quantità di sostanza cromatica contenuta inizialmente nell'uovo dal quale l'organismo stesso proviene.

Per questo fatto esso è un carattere, il quale, non solo si sottrae completamente a tutti gli influssi dell'ambiente esterno, ma è persino un carattere affatto indipendente dalle oscillazioni nella grandezza e nello sviluppo generale del corpo. Oscillazioni queste che possono essere più o meno rilevanti negli individui appartenenti alla stessa specie; ma che, sempre presenti, sia negli individui delle specie animali, sia negli individui delle specie vegetali, rendono talvolta, come è ben noto, assai difficile la definizione esatta della specie stessa.

Precisamente in un organismo come l'*Artemia*, soggetto a grandissime variazioni nelle dimensioni generali del corpo a seconda delle condizioni d'ambiente in cui vive, era più che mai opportuno mettere in rilievo un carattere che si sottraesse in modo completo a tutte le cause di variazione.

Nel caso dell'*Artemia* è stato per l'appunto possibile mettere in rilievo un carattere di tal genere, in quanto che risulta sempre in modo indubbio, che la grandezza dei nuclei delle cellule somatiche, è negli individui della stessa specie una grandezza sempre fissa ed eguale, sia negli individui a piccole, sia negli individui a grandi dimensioni. Tale fatto non è in de-

finitiva da ritenersi altro che una conferma delle più esplicite di quanto oggidì ammettono quasi tutti i citologi sia zoologi sia botanici, che cioè la grandezza dei nuclei delle cellule è negli individui della stessa specie una quantità costante assolutamente indipendente dalla mole che raggiungono gli individui stessi.

Constatazione questa la quale permette di concludere in modo esauriente sulla causa della variazione nella grandezza del corpo dell'*Artemia*.

Infatti nessun dubbio vi è che, se la grandezza delle cellule somatiche negli individui della stessa specie di *Artemia* è sempre eguale, sia che questi individui abbiano, sia che non abbiano cospicue dimensioni, bisogna conchiudere che le maggiori o minori dimensioni del corpo degli individui della stessa specie di *Artemia*, sono esclusivamente dipendenti dal maggior o minor numero di cellule che costituiscono il soma degli individui stessi.

La causa della variazione nella lunghezza del corpo dell'*Artemia* è così dovuta in definitiva esclusivamente ad uno sviluppo più o meno completo dell'organismo (conclusione questa alla quale del resto ero già precedentemente giunto) (3, p. 14); e tutti gli individui della stessa specie di *Artemia* conservano sempre invariata attraverso tutta la curva della loro variazione la grandezza (caratteristica della specie stessa) dei nuclei delle cellule somatiche.

Nelle due Artemie di Cagliari e di Capo d'Istria si hanno per l'appunto di fronte due serie di organismi nei quali la grandezza dei nuclei delle cellule somatiche (specialmente dell'intestino medio) è assai diversa, perchè assai diversa è la quantità di sostanza cromatica contenuta nell'uovo da cui provengono le due Artemie. E tale diversità si mantiene costante come si è detto attraverso tutta la curva di variazione che presenta ciascuna specie di *Artemia*, non solo, ma si mantiene sempre costante e sopratutto assai facile a rilevare, anche durante tutti i corrispondenti stadii embrionali.

Non vi è quindi dubbio alcuno che su un carattere di tal genere possa trovare i suoi fondamenti una nuova sistematica del genere *Artemia*.

In conclusione anche senza dover ricorrere all'esame citologico delle cellule sessuali, in base ai criteri da me adottati nel presente lavoro sarà per lo meno possibile separare stabilmente in due specie le Artemie delle varie località, le quali, diffuse in tutti i continenti e a tutte le latitudini, vengono dai sistematici, o considerate appartenenti tutte ad una specie sola, oppure vengono suddivise in una grande quantità di specie, le quali non possono assolutamente sussistere, per essere i caratteri sui quali è

basata la separazione stessa, assai poco appariscenti e del tutto instabili (10, p. 121 e 143).

Del resto, criteri consimili a quelli da me adottati per la separazione sistematica delle due Artemie di Cagliari e di Capo d'Istria, incominciano ad essere assunti per la separazione di specie dubbie di altri gruppi, nei quali (come nel caso dell'*Artemia*), non sarebbe possibile il riconoscimento della specie prendendo per base i soliti caratteri morfologici.

Così per esempio il VEJDOVSKY divide alcune specie assai vicine di Enchitreidi morfologicamente del tutto identiche in ispecie «oligocitarie» ed in ispecie «pleistocitarie» prendendo come criterio di distinzione il differente numero delle cellule dell'epitelio intestinale (21, p. 85).

Ed è molto probabile che in tali specie le cellule di questo tessuto siano differenti anche per la diversa grandezza dei loro nuclei.

Risulta quindi evidente che almeno per queste così dette forme di transizione l'adozione di criterii citologici possa essere feconda di buoni risultati per la determinazione esatta della specie.

E per queste forme di transizioni, specialmente abbondanti nel gruppo dei Fillopodi a cui appartengono le Artemie, [genere *Artemiella* forma di transizione fra il genere *Artemia* ed il genere *Branchinecta* (10, p. 144), *Branchinectella salina* specie identica per il BLANCHARD all'*Artemia salina*] (10, p. 147), si riuscirebbe forse a rilevare che esse sono delle vere specie naturali perfettamente definibili.

Per l'appunto il caso dell'*Artemia* di Cagliari e di Capo d'Istria sta a dimostrare che questa separazione sistematica è perfettamente realizzabile anche in ispecie apparentemente identiche, quando sia possibile mettere in rilievo un complesso di caratteri, che non erano stati sino ad ora ricercati, perchè non si supponeva che esistessero (3, p. 17).

Come abbiamo visto questi caratteri assolutamente fissi ed immutabili, sono da ritenersi inoltre molto importanti, come quelli che interessano direttamente l'intima costituzione ed il modo di riprodursi dell'organismo stesso.

Generalità.

Nel presente lavoro ho cercato anzitutto di dedurre quali sono i rapporti delle aree nucleari delle cellule somatiche delle due Artemie in due tessuti: uno di origine esodermica, l'altro di origine endodermica.

Per il primo tessuto ho scelto i nuclei delle cellule dei ganglii ottici derivate, come è noto, dal primo paio di ganglii del sistema nervoso

(cervello anteriore dei crostacei). I nuclei di queste cellule hanno nell'una e nell'altra *Artemia* la loro superficie quasi perfettamente circolare: per questa omogeneità di struttura si prestano molto bene per essere comparati tra di loro.

Per il tessuto di origine endodermica ho preso in considerazione le cellule del così detto intestino medio il quale, come è noto, decorre nei fillopodi rettilinearmente lungo quasi tutto l'asse del corpo; cioè sino verso il sesto, oppure sino verso l'ottavo segmento dell'addome (e ciò a seconda delle condizioni d'ambiente in cui vive l'*Artemia*) (1).

Le mie ricerche non si estendono a cellule derivate dal mesoderma primitivo (cellule muscolari, cellule del sangue, ecc.) essenzialmente perchè gli elementi di questi tessuti sono assai poco omogenei e non si prestano quindi per dedurre la differenza di grandezza delle aree nucleari delle due Artemie.

Del resto collo studio della maturazione delle cellule germinative femminili delle due Artemie si è già portato un contributo alla questione della differenza di grandezza delle cellule di un tessuto di origine mesodermica (16, p. 378). Risulta a questo riguardo dal mio precedente lavoro che per l'appunto in relazione colla differente quantità di sostanza cromatica, le vescicole germinative dell' uovo dell' *Artemia* di Capo d'Istria sono molto più grandi di quelle dell' uovo del' *Artemia* di Cagliari.

Tutte le figure e le misure riportate sulle aree nucleari sono state dedotte da preparati in «toto» ottenuti col metodo della dilacerazione. Con tale metodo si sono ottenute tutte le condizioni favorevoli per un'accurato esame citologico; e si sono d'altra parte evitati tutti gli inconvenienti, che presenta invece uno studio di tal genere col metodo delle sezioni.

La fissazione del materiale fu generalmente fatta col Formol-Picro-Acetico (Bouin); la colorazione in «toto» fu fatta coll' Ematossilina di Carazzi (8).

Siccome poi, come è stato detto, la grandezza dei nuclei è fissa ed immutabile per ciascuna specie di *Artemia*, così le differenze in grandezza dei nuclei delle cellule delle due Artemie, è sempre facilmente rilevabile, qualunque siano le dimensioni degli individui dell'una e dell'altra specie presi in considerazione.

Nelle presenti ricerche si sono sempre unicamente dedotti i rapporti di superfice dei nuclei delle cellule dei varii tessuti; non si è cioè cercato di valutare neppure approssimativamente il rapporto dei volumi nucleari di tali cellule. Ciò non fu fatto, anzitutto perchè una determinazione

anche approssimativa di tale rapporto presentava gravissime difficoltà; in secondo luogo perchè se anche fosse stato possibile una deduzione esatta di tale rapporto, esso non avrebbe avuto significato alcuno per una valutazione anche approssimativa della differenza di quantità di sostanza cromatica contenuta entro i nuclei delle cellule delle due Artemie. È noto infatti (7, p. 44) che durante il così detto periodo di assimilazione l'interno dei nuclei delle cellule può considerarsi quasi privo di sostanza cromatica, perchè questa si distende quasi tutta verso la superfice nucleare. Dato questo fatto, si comprende che una valutazione sui rapporti di quantità di sostanza cromatica può essere data unicamente dai rapporti delle superfici nucleari, specialmente se i nuclei delle cellule prescelte per il raffronto presentano una struttura eguale ed omogenea.

Per quanto concerne il modo con cui furono dedotti i rapporti delle aree nucleari, vennero disegnati col mezzo della camera lucida i contorni dei nuclei delle cellule prese in considerazione: in tal modo, anche per mezzo di figure, si è potuto dimostrare la grande differenza delle aree nucleari delle cellule delle due Artemie.

I rapporti delle aree nucleari delle cellule dell' intestino medio, furono poi dedotti numericamente, valutando tali aree approssimativamente come superfici di elissi. E siccome come è noto, i rapporti di superfice di due elissi stanno fra loro come i rapporti dei prodotti dei rispettivi diametri ($s : s' = ab : a' b'$); così ho dedotto tale rapporto misurando per ciascun nucleo di forma elittica, i due diametri maggiore e minore.

Per quanto concerne poi i nuclei delle cellule dei ganglii ottici, avendo essi una struttura perfettamente omogenea ed essendo essi di forma circolare, ho dedotto numericamente i rapporti di superfice facendo il rapporto dei quadrati dei rispettivi diametri ($s : s, = d^2 : d,^2$).

Infine, per valutare approssimativamente i rapporti di superfice delle cellule, mi sono limitato a rivolgere la mia attenzione alle cellule dell'intestino medio. Esse per la loro forma poligonale ben definita, sono le sole che si prestino per una deduzione approssimativa di tale rapporto. Per tale scopo, dopo aver disegnato colla camera lucida i contorni di tali cellule poligonali, ho scomposto ciascuno di questi poligoni in un certo numero di triangoli. L'area di tali poligoni, risultando dalla somma delle aree dei varii triangoli, ho potuto istituire un raffronto tra le superfici delle cellule dell'intestino medio delle due Artemie.

Allo scopo poi di dimostrare che la differenza nella grandezza delle cellule delle due Artemie è un carattere il quale si estrinseca omogeneamente durante tutto il corso dello sviluppo, appunto perchè il punto

di partenza di tale carattere sta nell'uovo, ho studiato il rapporto delle aree nucleari per le cellule delle due Artemie, allo stadio di «metanauplius».

In tale stadio è dato osservare frequentemente le cellule dell'intestino medio in piena attività cariocinetica; ho potuto così stabilire in modo preciso col metodo delle sezioni, che la differenza in grandezza delle aree nucleari delle cellule delle due Artemie è essenzialmente dipendente dal diverso numero di cromosomi in esse contenuto.

Dopo avere riferito i rapporti esistenti nelle due Artemie tra le aree nucleari delle cellule dell'intestino medio, (parte toracica e parte addominale) e dei ganglii ottici e dopo avere ancora dedotti i rapporti tra le superfici delle cellule dell'intestino medio (parte addominale) delle due Artemie, ho cercato di stabilire poi per mezzo di misure somatometriche se, raggiunto uno stesso ed identico stato di sviluppo, nelle stesse ed identiche condizioni d'ambiente, le due Artemie sono nella lunghezza generale del corpo di dimensioni differenti.

Stabilito che esiste in realtà questa differenza, ho cercato di controllare se essa si conserva nella stessa proporzione allo stato adulto. Ho potuto così stabilire che l'*Artemia salina* di Capo d'Istria è «caeteris paribus» di dimensioni sempre costantemente maggiori che non l'*Artemia* di Cagliari. In conseguenza di ciò, (tenendo ben presente che la variazione nelle dimensioni generali del corpo è nell'*Artemia* un carattere dipendente dal maggiore o minore sviluppo che l'*Artemia* può raggiungere a seconda delle condizioni d'ambiente in cui vive), se avviene di riscontrare che esemplari dell'*Artemia univalens*, sono di dimensioni eguali od anche maggiori degli esemplari dell'*Artemia bivalens*, si deve conchiudere che questi esemplari dell'*Artemia bivalens*, sono, in confronto cogli esemplari dell'*Artemia univalens*, assai meno progrediti nello sviluppo generale del corpo. Escludendo ora questi casi, e ritenendo che normalmente le dimensioni dell'*Artemia salina bivalens* sono maggiori di quelle dell'*Artemia salina univalens*, rimaneva a controllare, se in questi esemplari normali delle due specie di *Artemia* il numero delle cellule di due organi qualunque fosse approssimativamente eguale. Se ciò fosse risultato, si sarebbe potuto conchiudere che la maggior grandezza dell'*Artemia* di Capo d'Istria è esclusivamente dipendente dalla maggior grandezza delle cellule somatiche di cui essa è costituita. Data la difficoltà di questa ricerca, specialmente perchè risulta impossibile calcolare esattamente la superfice totale dell'organo preso in considerazione, (intestino medio) i miei risultati sono al riguardo (come si vedrà) alquanto incompleti.

Nelle presenti ricerche ho poi trascurato di studiare la causa per

cui qualche tessuto, per esempio il tessuto di rivestimento del così detto utero, il foglietto branchiale) è costituito di cellule di cui i nuclei paiono nelle due Artemie di eguali dimensioni. Non è improbabile che avvenga per questi tessuti dell'*Artemia salina bivalens* di Capo d'Istria quanto avviene sicuramente per l'*Ascaris megalocephala bivalens* in cui cioè per un processo di autoregolazione (espulsione di maggiore quantità di cromatina somatica durante il corso dell'ontogenesi che non nell'*Ascaris univalens*) i nuclei delle cellule somatiche dell'adulto contengono in definitiva contrariamente a quanto era da presumersi, una quantità di sostanza cromatica eguale a quella contenuta nelle cellule somatiche dell'*Ascaris megalocephala univalens* (6).

Risulta in conclusione, che il presente lavoro non esaurisce completamente molte questioni interessanti sulla citologia delle cellule somatiche delle due Artemie: esso mira essenzialmente, come già è stato detto, allo scopo di dimostrare che la differenza in grandezza delle cellule somatiche di parecchi tessuti delle due Artemie è un carattere così evidente da poter essere assunto come criterio diagnostico per la sistematica del genere *Artemia*.

Parte speciale.

I. Sulla grandezza dei nuclei e sul numero dei cromosomi delle cellule dell'intestino medio dell'Artemia salina univalens e dell'Artemia salina bivalens allo stadio di metanauplius.

Come è noto gli embrioni di *Artemia* escono dall'uovo in uno stadio, che per la segmentazione progressa del capo-torace viene già considerato come uno stadio di «metanauplius» (9, p. 4).

In due acquari del laboratorio di zoologia dell'Università di Cagliari, in cui le condizioni di salsedine dell'acqua e quelle di temperatura erano identiche, vennero per l'appunto fatte sviluppare uova durature dell'*Artemia salina* di Cagliari (*univalens*) e dell'*Artemia salina* di Capo d'Istria (*bivalens*). Dopo poco tempo dalla loro nascita i «metanauplius» delle due specie di *Artemia* vennero raccolti, opportunamente fissati e colorati in toto.

La lunghezza media di tali metanauplius risulta, da misure fatte al microscopio col micrometro oculare, essere la seguente:

Lunghezza media dei metanauplius dell'*Artemia univalens* millimetri 0,53
» » » » » » *bivalens* » 0,70

Nella figura 1 sono disegnati colla camera lucida alcuni nuclei delle cellule dell'intestino medio di tali metanauplius dell' *Artemia univalens*; nella figura 2 sono disegnati alcuni nuclei delle stesse cellule di metanauplius dell' *Artemia bivalens.*

Come si vede a prima vista essi sono molto differenti in grandezza. I rapporti di superfice di tali nuclei, valutati approssimativamente come superfici di elisse, sono stati dedotti su parecchie centinaja di nuclei. Facendo una media di tali rapporti risulta che i nuclei delle cellule dell'intestino medio delle due Artemie allo stadio di metanauplius stanno fra loro nel seguente rapporto: 1 : 3,7.

Questa grande differenza nelle superfici nucleari di tali cellule nelle due Artemie è essenzialmente dovuta alla grande differenza di sostanza cromatica contenuta nei nuclei di tali cellule.

Infatti osservando qualche stadio di profasi e di metafasi di tali cellule dell'*Artemia univalens* ottenuta col metodo delle sezioni, colorate colla *Ematossilina* di Heidenhain (fig. 3, 4, 5, (*a*, *b*, *c*) e 6) e comparandoli con stadii all'incirca eguali delle stesse cellule dell' *Artemia bivalens* (fig. 8*a*, *b*) risulta evidente che il numero dei cromosomi contenuti nei nuclei di tali cellule è molto maggiore nell'*Artemia salina bivalens* che non in quelle *univalens*. Il numero dei filamenti di cromatina nelle profasi di divisioni pare poi essere 42 per le cellule dell'*Artemia univalens* di Cagliari (fig. 3) ed 84 per l'*Artemia* die Odessa (un'*Artemia* sicuramente *bivalens* come quella di Capo d'Istria) come appare dal lavoro di Fries (11). Negli stadi più avanzati di tali cariocinesi sia per le cellule dell'*Artemia univalens* sia per quelle dell'*Artemia bivalens* il numero dei cromosomi pare invece essere (come risulta dalle mie figure) rispettivamente maggiore di 42 e di 84. Credo che ciò sia dovuto al fatto di una divisione precoce di parecchi cromosomi, i quali nelle suddette figure di metafasi avanzate sarebbero già quasi tutti raddoppiati di numero ed allontanati gli uni dagli altri. Ritengo quindi che il numero dei cromosomi delle cellule dell' intestino medio sia di 42 nell' *Artemia univalens* e 84 nell'*Artemia bivalens.*

E non è improbabile che tale conclusione debba estendersi in linea generale per le altre cellule somatiche anche di tessuti di origine esodermica, avendo potuto infatti osservare in un nucleo di una cellula dell'abbozzo di uno dei somiti del torace dell'*Artemia univalens* (fig. 7) all'incirca 42 cromosomi.

Se noi riteniamo che il numero dei cromosomi delle cellule somatiche dell'*Artemia bivalens* sia il doppio di quello contenuto nei nuclei delle cellule somatiche dell'*Artemia univalens*, la quantità di sostanza cromatica

contenuta nelle cellule somatiche della prima specie di *Artemia* deve ritenersi però maggiore del doppio di quella contenuta nelle cellule somatiche della seconda specie di *Artemia*. Risulta infatti evidente dalle mie figure, che i singoli cromosomi dell'*Artemia bivalens* sono più grandi dei singoli cromosomi dell' *Artemia univalens*, precisamente come già avevo osservato riguardo ai cromosomi contenuti nell'uovo delle due Artemie, durante il primo fuso di segmentazione. Un fatto di tal genere non è però sufficiente per renderci ragione della grande differenza esistente tra le superfici nucleari delle cellule delle due Artemie (rapporto 1: 3,7).

Per spiegare ciò credo debba ammettersi, che lo stato di aggregazione in cui trovansi i granuli di cromatina in questi nuclei in riposo sia essenzialmente diverso per le due specie di *Artemia*. E dalle mie osservazioni appare per l'appunto che mentre i granuli di cromatina sono assai diffusi per tutto il territorio nucleare delle cellule dell'*Artemia salina bivalens*, nelle stesse cellule dell'*Artemia salina univalens* invece, i granuli di cromatina appajono molto più raggruppati e condensati. Questo diverso stadio di aggregazione da parte dei granuli di cromatina (che molto più chiaramente è dato osservare nei nuclei in riposo delle cellule dell'intestino medio nell'organismo adulto) (fig. 11 e 12) io credo debba considerarsi come l'espressione grossolana della diversa qualità della sostanza cromatica contenuta nei nuclei delle cellule somatiche delle due Artemie, sostanza cromatica che sappiamo per l'appunto avere un'origine così diversa.

Credo quindi in conclusione che le superfici nucleari delle cellule suddette non sono nelle due Artemie strettamente proporzionali alla quantità di sostanza cromatica, essenzialmente perchè i granuli di cromatina sono nei suddetti nuclei in riposo molto più condensati e raggruppati nelle cellule dell'*Artemia salina univalens* che non nelle stesse cellule dell'*Artemia salina bivalens*.

II. Sui rapporti di grandezza tra le aree nucleari delle cellule dell' intestino medio e delle cellule dei ganglii ottici delle due Artemie allo stato adulto.

Come è noto, nei crostacei e così anche nell'*Artemia*, l'intestino medio è di origine endodermica (mentre l'intestino anteriore e l'intestino posteriore derivano da introflessioni dell'esoderma) (16, p. 372).

L'intestino medio dell'*Artemia* decorre lungo quasi tutto l'asse del corpo e può considerarsi diviso in una porzione toracica ed in una addominale.

La prima porzione è costituita di cellule formanti un tessuto alquanto lasso; la seconda porzione invece, che si protende ora sino al sesto ora sino all'ottavo segmento addominale, è costituita di cellule poligonali strettamente addossate le une alle altre.

Nella fig. 9 e nella fig. 10 sono raffigurati alcuni nuclei della parte toracica dell'intestino medio; nella prima figura quelli dell'*Artemia univalens*, nell'altra quelli dell'*Artemia bivalens.*

Calcolando tali aree nucleari come superfici di elissi ed estendendo le misurazioni a parecchie centinaja di tali nuclei, risulta che le aree nucleari delle cellule della porzione stomacale dell'intestino medio delle due Artemie, stanno tra loro nel seguente rapporto: 1 : 2,7.

Nelle figura 11 sono poi disegnati i contorni dei nuclei delle cellule della parte addominale dell'intestino medio dell'*Artemia univalens*; nella figura 12 i nuclei delle stesse cellule dell'*Artemia bivalens.* I nuclei di queste cellule presentano come si vede una grande irregolarità di forma.

Ciò non ostante, prendendo in considerazione specialmente quei nuclei in cui appare più accentuata la forma elittica, si riesce a calcolare approssimativamente quali sono i rapporti delle aree nucleari di tali cellule.

Risulta dalle misurazioni estese a parecchie centinaja di tali nuclei, che le aree nucleari di tali cellule della parte addominale dell'intestino medio stanno nelle due Artemie nel rapporto all'incirca di 1 : 3,5.

Tale rapporto di grandezza è presso a poco eguale a quello dedotto per le aree nucleari delle stesse cellule delle due Artemie allo stadio di metanauplius e anche in tal caso deve ritenersi che il rapporto risulta più elevato di quello che sarebbe stato da prevedersi, essenzialmente perchè la sostanza cromatica contenuta nei nuclei delle cellule dell'*Artemia univalens* è in uno stato di condensazione e di raggruppamento maggiore che non nell'*Artemia bivalens.*

Nella figura 13 sono poi raffigurati alcuni nuclei delle cellule di un ganglio ottico dell'*Artemia univalens* e nella figura 14 sono raffigurati alcuni nuclei delle stesse cellule dell'*Artemia bivalens.* Siccome tali nuclei sono perfettamente omogenei nelle due Artemie e siccome la loro area è quasi perfettamente circolare, così essi si prestano molto bene per una deduzione esatta dei rapporti di grandezza.

Risulta dalle misurazioni eseguite pure su parecchie centinaja di tali nuclei, che le loro aree stanno nelle due Artemie nel rapporto di 1 : 2,2.

Infine ho cercato di dedurre in che rapporto di grandezza stanno le aree delle cellule dell'intestino medio (parte addominale) nelle due Artemie.

Tali cellule hanno una forma poligonale ben definita; ed i loro contorni risultano bene delimitati (fig. 15 e fig. 16).

Risulta dalle mie misurazioni che le aree delle cellule di tali porzioni dell'intestino medio stanno nelle due Artemie nel rapporto di 1 : 2,4.

Riepilogo sui risultati ottenuti.

Dalle mie ricerche risulta che i rapporti medii di grandezza tra le aree nucleari e cellulari da me prese in considerazione sono nelle due Artemie i seguenti:

1. Rapporto tra le aree nucleari delle cellule dell'intestino medio (parte addominale) nei «metanauplius» 1 : 3,7.
2. Rapporto tra le aree nucleari delle cellule dell'intestino medio (parte toracica) negli adulti 1 : 2,7.
3. Rapporto tra le aree nucleari delle cellule dell'intestino medio (parte addominale) negli adulti 1 : 3,5.
4. Rapporto tra le aree nucleari delle cellule dei ganglii ottici negli adulti 1 : 2,2.
5. Rapporto fra le aree delle cellule dell'intestino medio parte addominale negli adulti 1 : 2,4.

Come si vede i risultati ottenuti confermano in complesso le note leggi di Boveri (7). Risulta infatti che le aree nucleari delle cellule da me prese in considerazione sono presso a poco direttamente proporzionali alla quantità di sostanza cromatica in essa contenuta. E cioè in una massa di sostanza cromatica contenuta nei nuclei delle cellule dell'*Artemia bivalens* che dobbiamo ritenere un pò maggiore del doppio di quella contenuta nei nuclei delle stesse cellule della *Artemia salina univalens* corrispondono nell'*Artemia bivalens* delle aree nucleari maggiori di un pò più del doppio delle aree nucleari delle stesse cellule dell'*Artemia univalens*. A tale legge fanno eccezione le aree nucleari delle cellule dell'intestino medio (parte addominale) delle due Artemie sia allo stato di metanauplius, sia allo stato adulto.

Le superfici nucleari di tali cellule non sono cioè strettamente proporzionali alla quantità di sostanza cromatica in essa contenuta, ma, per le ragioni sopra dette, il rapporto tra le superfici nucleari delle cellule delle due Artemie risulta più elevato di quello che era legittimamente da prevedersi.

Per quanto concerne infine i rapporti di superfice delle cellule dell'intestino medio, (parte addominale) risulta che tali superfici non sono strettamente proporzionali alle superfici nucleari (perchè in questo caso i rapporti dovrebbero essere eguali ai rapporti ottenuti per le aree nucleari

e cioè 1 : 3,5) ma sono invece piuttosto proporzionali alla quantità di sostanza cromatica contenuta nei nuclei delle stesse cellule.

Risulta infatti che le aree di tali cellule sono nell'*Artemia bivalens* grandi un pò più del doppio delle aree delle stesse cellule dell'*Artemia univalens* per l'appunto in relazione colla differente quantità di sostanza cromatica contenuta nei nuclei di dette cellule, che abbiamo visto essere nell'*Artemia bivalens* maggiore di un pò più del doppio che non nell'*Artemia univalens.*

III. Sulle dimensioni in lunghezza dell' Artemia salina univalens e dell' Artemia salina bivalens considerate negli stessi stadii di sviluppo e nelle stesse condizioni d'ambiente.

In un mio antecedente lavoro ho dedotto che le uova delle due *Artemia* hanno all'incirca un'egual diametro. Ho cercato di estendere tali ricerche allo scopo di inferire se il volume delle due uova fosse alquanto diverso. Non mi è stato però possibile dedurre in modo sicuro se vi è differenza nel volume totale delle uova delle due Artemie.

Risulta invece evidente dalle mie antecedenti ricerche che non solamente il numero dei cromosomi, ma anche la quantità di sostanza protoplasmatica contenuta nell'uovo dell'*Artemia bivalens* è molto maggiore della quantità di sostanza protoplasmatica contenuta nell'uovo dell'*Artemia univalens* e ciò sia per quanto concerne il protoplasma omogeneo nucleare, sia per quanto concerne il protoplasma differenziato extranucleare.

Lasciando da parte di indagare se la sostanza protoplasmatica diffusa fra i granuli di vitello sia maggiore nell'un uovo piuttosto che nell'altro, credo di non essere lontano dal vero nel supporre che la massa di sostanza protoplasmatica contenuta nell'uovo delle due Artemie allo stesso stadio di sviluppo, sia proporzionale alla quantità di cromatina in ciascun uovo contenuta.

Se così è in che rapporto di grandezza stanno gli stadii di blastula e gastrula delle due Artemie?

Per mancanza di materiale non ho potuto fare delle deduzioni sicure al riguardo; mi sono solamente limitato a determinare quale differe za vi è tra le due Artemie nelle dimensioni generali del corpo durante gli identici stadii di sviluppo larvale e a constatare inoltre se tale differenza si mantiene costante nelle due specie di *Artemia* anche allo stato adulto quando siano mantenute identiche le condizioni d'ambiente in cui esse vivono.

I risultati qui sotto riferiti relativi agli embrioni delle due Artemie furono desunti su materiale allevato nelle stesse condizioni di temperatura e di salsedine negli acquari di laboratorio; i risultati relativi alle Artemie adulte, furono desunti, per quanto concerne l'*Artemia univalens* di Cagliari da un mio precedente lavoro (1); e per quanto concerne l'*Artemia bivalens*, furono desunti dai dati somatometrici riferiti dallo Schmankewitsch (20) e riportati da Samter e Heymons (19) sull'*Artemia salina* di Odessa, un'*Artemia*, come è noto, certamente *bivalens* come quella di Capo d'Istria.

Per le misure somatometriche sugli embrioni delle due Artemie furono presi in considerazione 4 stadi di sviluppo larvale e cioè:

1. Stadio di «metanauplius» appena uscito dall'uovo duraturo con le estremità di «nauplius» ma coi segmenti corrispondenti alle due paia di mascelle, già abbozzati.

2. Stadio di «metanauplius» col capo torace bene distaccato dal resto del corpo e con due o tre abbozzi dei membri toracici.

3. Stadio larvale più avanzato con cinque o sei abbozzi dei membri toracici.

4. Ulteriore stadio larvale con dieci abbozzi delle estremità toraciche e con i primi cinque abbozzi così bene sviluppati da dividere il torace in cinque somiti ben evidenti.

Da misure eseguite sugli embrioni delle due Artemie risultano i seguenti rapporti approssimativi:

	Stadio di sviluppo larvale			
	1°	2°	3°	4°
Lunghezza media degli embrioni dell' *Artemia univalens*: millimetri	0,300	0,400	0,700	1,050
Lunghezza media degli embrioni dell' *Artemia bivalens*: millimetri	0,400	0,600	0,900	1,400
Rapporto medio nella lunghezza del corpo tra i due embrioni di *Artemia* nell' identico stadio di sviluppo	1:1,3	1:1,3	1:1,3	1:1,3

Dai dati somatometrici sulla lunghezza totale del corpo dell'*Artemia salina univalens* di Cagliari e dell'*Artemia salina bivalens* di Odessa desunti su individui cresciuti nelle stesse condizioni di salsedine, risultano poi le seguenti medie ed i seguenti rapporti approssimativi:

Media della lunghezza totale del corpo	Concentrazione delle acque delle saline		
	dai 4° ai 12° Beaumé	dai 12° ai 16° Beaumé	dai 21° ai 25° Beaumé
Dell' *Artemia salina univalens*: millimetri. . .	10,5	14	9
Dell' *Artemia salina bivalens*: millimetri . . .	14	18	12
Rapporto medio nella lunghezza del corpo tra le due Artemie adulte cresciute nelle stesse condizioni di ambiente	1 : 1,33	1 : 1,3	1 : 1,3

Risulta dalle suddette tabelle che le due specie di *Artemia* differiscono tra loro in modo costante nella dimensione generale del corpo sia negli identici stadii di sviluppo larvale, sia negli individui adulti, quando eguali siano le condizioni d'ambiente in cui le Artemie vivono.

L'*Artemia bivalens*, è cioè, rispetto all'*Artemia univalens*, sempre di dimensioni maggiori; e ciò nel rapporto anzidetto. E siccome poi le due specie di *Artemia* sono perfettamente omologhe in tutti i loro organi, così si può dedurre che i singoli organi dell'*Artemia bivalens* sono, rispetto a quelli dell'*Artemia univalens*, sempre più grandi nello stesso rapporto sopra riferito.

IV. Sul numero delle cellule dell' intestino medio dell' Artemia salina univalens e dell' Artemia salina bivalens.

In causa della grande variabilità nello sviluppo complessivo dell'*Artemia salina* a seconda delle condizioni d'ambiente in cui essa vive, le differenze fra le due Artemie nelle dimensioni generali del corpo, possono come si è detto, solo emergere quando si confrontino gli individui delle due specie di *Artemia* che siano allo stesso stadio di sviluppo non solo, ma che siano anche cresciute nelle identiche condizioni d'ambiente. Se tali condizioni non sono perfettamente realizzate, si comprende facilmente che la maggior grandezza dell'*Artemia bivalens* rispetto a quella dell'*Artemia univalens* possa non risultare affatto nelle proporzioni sopra riferite e può anzi avvenire che gli individui dell'*Artemia univalens* eguaglino e persino superino in lunghezza gli individui dell'*Artemia bivalens*. In questi casi in cui in definitiva si avrebbero di fronte individui dell' *Artemia bivalens* che non hanno potuto raggiungere lo stesso stadio di sviluppo che invece hanno raggiunto gli individui dell' *Artemia univalens*, se si procedesse al conteggio delle cellule di un organo qualsiasi, per esempio l'intestino medio, si conchiuderebbe evidentemente che il numero delle cellule di tale organo è molto superiore nell'*Artemia salina univalens* che

non nell'*Artemia salina bivalens.* Nei suddetti casi si constaterebbe in definitiva che a formare, due organi supponiamo di eguali dimensioni, deve concorrere un maggior numero di cellule nel caso dell'*Artemia univalens* perchè in tale *Artemia* le cellule sono più piccole: deve viceversa concorrere un minor numero di cellule nel caso dell'*Artemia bivalens* perchè in quest'*Artemia* le cellule sono più grandi.

Una conclusione di tal genere, per l'appunto contenuta in una mia nota preventiva, conclusione, la quale è stata dedotta su individui delle due specie di *Artemia*, eguali tra loro nelle dimensioni e (appunto per questo, per le ragioni sopradette) non comparabili tra loro, è evidentemente errata. In tale conclusione infatti non si tiene conto del fatto, che le dimensioni generali del corpo e quindi anche le dimensioni dei singoli organi, sono differenti nelle due Artemie, quando vi sia eguaglianza assoluta nelle condizioni di sviluppo del corpo degli individui delle due specie presi in considerazione; e non si tiene conto altresì del fatto, che la differenza in questione è facilmente rilevabile, quando ci si ponga nelle opportune condizioni di osservazione.

Ho cercato nel presente lavoro di realizzare per l'appunto tali opportune condizioni, coll'osservare anzitutto alcuni metanauplius delle due Artemie allo stesso stadio di sviluppo. I «metanauplius» dell'*Artemia bivalens* erano di dimensioni maggiori dei «metanauplius» dell'*Artemia univalens* e ciò nelle proporzioni sopra riferite (1 : 1,3); e quindi anche le dimensioni dell'organo preso in considerazione (intestino medio) erano nei «metanauplius» dell'*Artemia bivalens* proporzionalmente più grandi che non nei metanauplius dell'*Artemia univalens.* Orbene in tale condizioni di osservazioni, prendendo in considerazione tutte le cellule di una porzione di intestino medio assolutamente identica, ho sempre conteggiato approssimativamente lo stesso numero di cellule sia nei metanauplius dell'*Artemia univalens* sia nei metanauplius dell'*Artemia bivalens.* Come ben si comprende una deduzione di tal genere permette senz'altro di inferire che la maggior grandezza dei metanauplius dell'*Artemia bivalens* è dovuta esclusivamente alla maggior grandezza di ogni singola cellula, permette di presupporre ancora che tutti gli antecedenti stadii dello sviluppo embrionale vengano raggiunti collo stesso numero di cellule per le due Artemie e permette di asserire infine che gli embrioni dell'*Artemia bivalens* sono più grandi di quelli dell'*Artemia univalens* esclusivamente in causa della maggior grandezza delle cellule stesse.

Per quanto concerne poi gli individui adulti si è visto che «caeteris paribus» risultano sempre maggiori le dimensioni dell'*Artemia bivalens* rispetto a quelle dell'*Artemia univalens* nella grandezza complessiva di

tutto il corpo e conseguentemente anche in quella dei singoli organi. Su due di tali Artemie, allevate negli acquarii del laboratorio ed opportunamente scelte, ho cercato di conteggiare il numero delle cellule contenute in una stessa porzione dell'intestino medio, disegnando i contorni dei nuclei di tali cellule colla camera lucida. In queste due porzioni di intestino medio di area circolare assolutamente eguale per le due Artemie e corrispondenti all'incirca ciascuna di esse ad un'area di millimetri quadrati 2,7, sono contenuti:

970 cellule per la porzione dell'intestino medio dell'*Artemia bivalens*, 1925 cellule per la identica porzione di intestino medio dell' *Artemia univalens* (fig. 17 e fig. 18).

Si deve quindi conchiudere che il numero delle cellule contenute in una porzione dell'intestino medio dell'*Artemia bivalens* è la metà del numero di cellule contenute in una porzione di identiche dimensioni dell'intestino medio dell'*Artemia univalens*.

Data questa conclusione, se le dimensioni totali dell'intestino medio delle due Artemie prese in considerazione fossero eguali, come in realtà, in casi particolari può avvenire, si dovrebbe conchiudere che il numero totale delle cellule che costituiscono l'intestino medio dell'*Artemia univalens*, è il doppio del numero totale delle cellule che costituiscono l'intestino medio dell'*Artemia bivalens*; ma se viceversa le dimensioni totali dell'intestino medio dell'*Artemia bivalens* devono essere di norma apprezzate come molto maggiori delle dimensioni totali dell'intestino medio dell'*Artemia univalens* la conclusione suddetta non può più sussistere.

Come ben si comprende non è stato possibile valutare in modo esatto le dimensioni totali dell'intestino delle due Artemie prese in considerazione.

Data però la differenza nella lunghezza generale del corpo da me constatata nelle suddette due Artemie (1 : 1,3) credo di non essere lontano dal vero nell'apprezzare la superfice totale dell'intestino medio dell'*Artemia bivalens*, all'incirca il doppio della superfice totale dell'intestino medio dell'*Artemia univalens*. Se tale valutazione si vuole ritenere come approssimativamente vicina al vero, di fronte ai risultati sopra riferiti, risulterebbe come conclusione, che il numero totale delle cellule dell'intestino medio è nelle due Artemie considerate, presso a poco eguale; e che la superfice totale dell' intestino medio dell'*Artemia bivalens* è presso a poco il doppio della superfice totale dell' intestino medio dell' *Artemia univalens*, esclusivamente perchè la superfice di ogni singola cellula nell'*Artemia bivalens* è come si è visto approssimativamente il doppio di quello che è nell'*Artemia univalens*.

E in linea generale, estendendo questo deduzioni per tutti gli individui delle due specie di Artemie che differiscono normalmente tra loro nel rapporto sopra indicato (1 : 1,3), credo che si possa conchiudere che la differenza nella grandezza generale del corpo che si rileva in tutti gli identici stadii di sviluppo delle due specie di *Artemia* quando siano cresciute nelle stesse condizioni di ambiente, è dovuta esclusivamente alla diversa grandezza delle cellule.

Le due specie di *Artemia* sarebbero cioè normalmente costituite di un egual numero di cellule e l'*Artemia bivalens* è sempre più grande «caeteris paribus» dell'*Artemia univalens* perchè le cellule somatiche (contenendo esse una maggiore quantità di sostanza cromatica) sono più grandi di quelle dell'*Artemia univalens.*

Conclusioni generali.

1. La quantità di sostanza cromatica contenuta nelle cellule somatiche dell'*Artemia bivalens* è maggiore del doppio della quantità di sostanza cromatica contenuta nelle cellule somatiche dell'*Artemia univalens.*

2. In parecchi tessuti delle due Artemie le aree dei nuclei e le aree delle cellule sono direttamente proporzionali alla quantità di sostanza cromatica in esse contenuta.

3. La differente grandezza delle aree nucleari e cellulari delle due Artemie è un carattere di grande evidenza il quale, direttamente legato alla differente quantità di sostanza cromatica contenuta inizialmente nell'uovo da cui provengono le due Artemie, per la sua assoluta stabilità e fissità, è da considerarsi come un'ottimo carattere per la separazione sistematica delle due suddette specie di *Artemia.*

4. L'*Artemia bivalens* è normalmente di dimensioni maggiori dell'*Artemia univalens* sia negli stadii di sviluppo larvale sia allo stato adulto esclusivamente in causa della maggior grandezza delle cellule somatiche, dovendosi presumere che a parità assoluta di condizioni di sviluppo, il numero delle cellule che costituisce il soma delle due specie di *Artemia* sia approssimativamente eguale.

Osservazioni generali.

Dalle presenti ricerche risulta anzitutto che in ciascuna specie di *Artemia* i nuclei e le cellule di parecchi tessuti hanno una superfice determinata e caratteristica. Tale superfice è un carattere fisso ed immu-

tabile, il quale si conserva, qualunque siano le dimensioni generali dell'individuo preso in considerazione, qualunque siano le condizioni d'ambiente in cui esso vive.

Risulta quindi che la diversa grandezza degli individui di *Artemia* appartenenti alla stessa specie, non è già dovuta ad una maggiore o minore grandezza della cellule somatiche, ma è dovuta esclusivamente ad un maggior o minor numero di cellule.

Queste mie conclusioni sono in definitiva una conferma alle osservazioni concordi di parecchi botanici (Amelung, Sachs, Strasburger) e di parecchi zoologi (Morgan, Driesch, Herlistka, Boveri, ecc.) osservazioni di cui i risultati qui non riferisco, perchè ordinatamente riassunti in un recente lavoro del Levi (14).

Con le presenti ricerche si è poi stabilito che i rapporti tra le superfici nucleari e cellulari delle due specie di *Artemia* sono (almeno per parecchi tessuti) notevolmente diversi. Diversità la quale risulta di tale evidenza, che anche su tale solo carattere, come si è visto assolutamente fisso ed immutabile, è possibile separare sistematicamente le due specie di *Artemia.* Questa diversa grandezza delle cellule somatiche delle due Artemie è in modo evidente dovuta esclusivamente alla diversa quantità di sostanza cromatica contenuta nei nuclei di tali cellule; e tale carattere è a sua volta legato direttamente alla diversa quantità di sostanza cromatica contenuta nell'uovo da cui provengono le due specie di *Artemia.*

In definitiva questi miei risultati dimostrano che esiste una certa proporzionalità tra grandezza delle cellule somatiche e quantità di sostanza cromatica contenuta inizialmente nell'uovo; questi risultati perciò sono da considerarsi come una conferma (fatta su due specie naturali) delle leggi desunte da Boveri colle sue note esperienze sulle larve e sulle uova di *Echinidi.* Nelle classiche esperienze di Boveri infatti, le uova e le cellule delle larve diplocariotiche di *Echinus* (le quali si ottengono impedendo lo svolgersi normale del primo fuso di segmentazione) contengono il doppio del numero normale di cromosomi precisamente come contengono il doppio del numero normale dei cromosomi l'uovo e le cellule delle larve dell'*Artemia bivalens.*

Si potrà solo osservare che mentre la sostanza cromatica contenuta nelle uova normali e nelle uova diplocariotiche di Boveri è qualitativamente eguale, la sostanza cromatica contenuta invece nell'uovo dell'*Artemia* di Cagliari deve ritenersi qualitativamente del tutto diversa da quella contenuta nell' uovo dell'*Artemia* di Capo d'Istria. E ciò perchè la sostanza cromatica contenuta nell' uovo delle due specie di *Artemia* è per origine completamente diversa. Forse a questo e non ad altro è

dovuto il fatto che le leggi desunte dal Boveri non possono trovare nel caso dell'*Artemia* un riscontro perfettamente esatto.

In un altro punto invece le mie osservazioni sono assolutamente contrarie alle deduzioni di Boveri sulle larve diplocariotiche di *Echinus*; e cioè per quanto concerne il numero delle cellule degli stadii embrionali e degli organismi adulti delle due Artemie. Nel caso dell'*Artemia* infatti si è visto che il numero delle cellule è con tutta probabilità (se eguali le condizioni di sviluppo e quelle di ambiente), da ritenersi eguale negli individui delle due specie; nelle larve diplocariotiche di *Echinus* invece, il numero delle cellule è, in confronto col numero delle cellule delle larve normali, indirettamente proporzionale alla quantità di cromatina contenuta nel primo fuso di segmentazione da cui derivano le larve diplocariotiche. A costituire cioè uno stesso ed identico stadio di sviluppo della larva diplocariotica e della larva normale, concorre nel primo caso un numero di cellule, il quale è esattamente la metà di quello che è necessario a costituire la larva normale. Ciò è in relazione col fatto che per ogni cariocinesi che si svolge nell'uovo, avviene un raddoppiamento della sostanza cromatica e cioè una vera sintesi nucleinica a spese delle sostanze di riserva contenute nell'uovo stesso (15, p. 220). Siccome ogni singola cariocinesi non può avvenire se non quando sia stata sintetizzata una quantità di sostanza cromatica precisamente doppia di quello che era al principio della cariocinesi stessa, così si comprende che la sostanza cromatica sintetizzata durante il così detto periodo di riposo, intercedente tra un cariocinesi e l'altra, sarà tanto più grande quanto più grande è la massa di sostanza cromatica (e cioè il numero dei cromosomi) contenuta nell'uovo. Ne segue quindi che se è contenuto sia nell' uovo normale sia nell'uovo diplocariotico una eguale quantità di sostanza di riserva (protoplasma e vitello) tale sostanza di riserva verrà completamente esaurita nel caso dell'uovo diplocariotico con un numero di cariocinesi che deve essere necessariamente la metà del numero di cariocinesi necessario per esaurire la sostanza di riserva contenuta nell' uovo normale.

Da quanto si è detto ne segue in conclusione che il numero delle cariocinesi e quindi il numero di cellule necessarie affinchè le larve di *Echinus* raggiungano uno stesso e determinato stadio di sviluppo, deve essere di necessità indirettamente proporzionale alla quantità di cromatina contenuta inizialmente nell'uovo da cui provengono le suddette larve. Nell'uovo invece delle due Artemie sia la quantità di protoplasma, sia forse anche la quantità di vitello non è da ritenersi eguale, perchè l'uovo dell'*Artemia bivalens* contiene (come risulta all'evidenza

dalle figure contenute in un mio precedente lavoro (5), una quantità di sostanza di riserva molto maggiore che non l'uovo dell'*Artemia univalens*. Dato questo fatto, per quanto per ogni cariocinesi che si svolge venga sintetizzata a spesa di questa sostanza di riserva una quantità di sostanza cromatica molto maggiore nell'uovo dell'*Artemia bivalens* (a 84 cromosomi) che non in quello dell'*Artemia univalens* (a 42 cromosomi), tuttavia, essendo tale sostanza di riserva forse direttamente e strettamente proporzionale alla quantità di sostanza cromatica in ciascun uovo contenuta, e quindi in molta maggiore quantità nel primo uovo che non nel secondo, si comprende che essa debba venire esaurita nel caso dell'uovo dell'*Artemia bivalens* non già con un numero minore di cariocinesi, ma con un numero di cariocinesi approssimativamente eguale a quello necessario ad esaurire la sostanza di riserva contenuta nell'uovo dell'*Artemia univalens*. Tutti gli identici stadii di sviluppo devono così essere caratterizzati dallo stesso numero di cellule per le due Artemie; e gli embrioni delle due Artemie appena usciti dall'uovo duraturo (fasi di metanauplius) dovranno avere lo stesso numero di cellule.

Risulta in conclusione che la diversa grandezza dei metanauplius delle due specie di *Artemia* è come si è visto da presumersi come dovuta esclusivamente alle diverse dimensioni delle cellule di cui è costituito il loro corpo. E durante tutto il corso dello sviluppo, sino a raggiungere lo stato adulto, (se vengono sempre conservate eguali le condizioni d'ambiente) la stessa differenza di grandezza tra le due Artemie (differenza dipendente esclusivamente dal diverso volume delle cellule che costituiscono il soma delle due Artemie) dovrà venire conservato. I dati somatometrici sopra riferiti credo per l'appunto siano sufficienti per avvalorare tale deduzione.

Per quanto a me consti il caso dell'*Artemia* è un caso sino ad ora unico nel regno animale in cui sia stato riscontrato allo stato adulto in due specie naturali assai vicine tra loro, una diretta proporzionalità tra grandezza delle cellule somatiche e quantità di sostanza cromatica contenuta inizialmente nell'uovo da cui le due specie provengono.

Infatti per l'*Ascaris megalocephala bivalens*, per delle ragioni sopra esaminate, contrariamente a quanto era legittimamente a prevedersi, le cellule somatiche non sono mai di grandezza diversa dalle cellule somatiche della varietà *univalens*. E per quanto concerne l'*Echinus microtuberculatus* (di cui sono pure note due varietà una a 18 e l'altra a 36 cromosomi) l'esattezza delle leggi di Boveri fu sino ad ora constatata solamente per le prime fasi di sviluppo e non per lo stato adulto (7).

Per alcune specie vegetali furono invece fatte sulla grandezza delle

cellule somatiche delle deduzioni che offrono un parallelismo abbastanza esatto con quelle da me fatte sull'*Artemia*. Così per esempio il Tischler (18) nelle tre varietà di *Musa* (varietà *univalens*, *bivalens*, *trivalens*) trova che le cellule somatiche hanno tra loro rispettivamente un rapporto di grandezza proporzionale alla quantità di cromatina in esse cellule contenuta. Ed eguali risultati ottiene anche il Gates (12) osservando le cellule somatiche di parecchi tessuti dell'*Oenothera Gigas* (l'unico tra i mutanti dell' *O. Lamarckiana* in cui si riscontri nel primo fuso di segmentazione un numero di cromosomi perfettamente doppio di quello contenuto nel primo fuso di segmentazione dell' *O. Lamarckiana* stessa).

I risultati di Gates sono perciò specialmente importanti in quanto che essi dimostrano che il fenomeno delle mutazione dell' *O. Gigas* è presumibilmente legato al fenomeno del raddoppiamento del numero dei cromosomi. Se così é (ammesso che l'*O. Gigas* possa continuamente dar luogo ad una posterità feconda) si può veramente conchiudere che il fenomeno della mutazione, avendo interessato la costituzione intima dei gameti, ha dato origine a dei caratteri assolutamente fissi e per di più trasmissibili per via ereditaria, precisamente come lo sono i caratteri di una vera specie naturale.

Date queste considerazioni, si comprende come dopo il lavoro di Gates, abbiano assunto il più alto grado di interesse tutte le osservazioni citologiche e biologiche di quelle specie, in seno alle quali si notano varietà a numero semplice e varietà a numero doppio di cromosomi. Varietà che specialmente nel campo botanico (generi *Alchemilla*, *Hieracium*, *Eualchemilla*, ecc.) assurgono alla dignità di vere specie.

Queste specie e varietà a numero doppio di cromosomi (per analogia di quanto avviene per l'*O. Gigas*) si può ammettere col Gates che provengono dalle specie e varietà a numero semplice di cromosomi.

In tutti questi casi si sarebbe in definitiva di fronte ad un vero fenomeno evolutorio da parte della specie a numero semplice di cromosomi, fenomeno evolutorio che, estrinsecandosi col raddoppiamento del numero dei cromosomi delle cellule germinative, condurrebbe alla formazione di una nuova specie del tutto distaccata dalla primitiva.

Per quanto poi concerne il meccanismo che dovrebbe presiedere a questo importantissimo fenomeno del raddoppiamento del numero dei cromosomi, il Gates crede che dopo la fecondazione possa avvenire che i due pronuclei raddoppino il numero dei cromosomi perchè non interverrebbe subito la prima divisione di segmentazione. Ed è questo che avviene realmente nelle uova «monaster» di Boveri da cui derivano le larve diplocariotiche di *Echinus*.

Io credo invece che in natura il fenomeno del raddoppiamento del numero dei cromosomi non possa avvenire con un meccanismo così artificiale, come quello ottenuto dal Boveri mediante lo scuotimento delle uova di *Echinus* normalmente fecondate. A me pare invece che sia molto più legittimo ammettere, che il fenomeno del raddoppiamento del numero dei cromosomi sia dovuto in modo molto semplice dall'incontro di due gameti a numero non ridotto di cromosomi.

Tanto più che i fatti realmente dimostrano che in natura può avvenire, che in seno alla specie a numero semplice di cromosomi vengano prodotti gameti a numero non ridotto di cromosomi.

Nel campo vegetale pare specialmente che la produzione di tali gameti possa avvenire con una certa frequenza sia per gli spermatozoi (*Athirium filix foemina* var. *clarissima* tra le Felci) (22, p. 63) sia per gli ovuli (*Thalictrum purpurascens* tra le fanerogame Ranunculacee) (22, p. 83). E nello stesso caso dell'*Artemia salina* di Cagliari la produzione di uova a numero normale (42 cromosomi) anzichè a numero ridotto di cromosomi (21), è un fatto certo da me stesso realmente constatato (5, fig. 3).

Se noi quindi ammettiamo (pure stando al solo caso dell'*Artemia*), che ciò che avviene di certo per la linea delle cellule germinative femminili, possa anche avvenire per la linea delle cellule germinative maschili, dall'incontro e dalla fusione di tali gameti a numero non ridotto di cromosomi, potrebbero prendere origine in definitiva uova fecondate di *Artemia*, nelle quali il numero di cromosomi sarebbe 84 anzichè 42.

Un'ipotesi di tal genere non è avvalorata però sino ad ora da nessun fatto: nei fusi di segmentazione dell'uovo dell'*Artemia* di Cagliari infatti, ho sempre contato con perfetta regolarità e costanza 42, e mai 84 cromosomi. Inoltre ancora la grandezza dei nuclei delle cellule dell'intestino medio esclude in modo assoluto (almeno per i molti esemplari dell'*Artemia* in Cagliari da me esaminati) che a Cagliari possa esistere una forma di *Artemia* a 84 cromosomi.

Di fronte a questi fatti si deve conchiudere, che, se può apparire forse giustificata l'ipotesi che in un uovo dell'*Artemia salina* di Cagliari possano incontrarsi e fondersi insieme due gameti a numero non ridotto di cromosomi, il fenomeno stesso (se avviene) deve essere così estremamente raro, da sfuggire anche alle più attenti osservazioni.

Forse le Artemie di altre località potrebbero offrire meglio che quelle di Cagliari e di Capo d'Istria un materiale adatto per dimostrare che il raddoppiamento del numero di cromosomi debba realmente interpretarsi come il risultato finale di un fenomeno evolutorio da parte della specie a numero semplice di cromosomi. Se tali ipotesi riuscisse vera-

mente ad essere convalidata da una serie dimostrativa di osservazioni, se cioè si riuscisse a stabilire con precisione quali possano essere le tappe intermedie del cammino evolutorio dell'una specie di *Artemia* verso l'altra (cammino evolutorio di cui la risultante finale sarebbe l'acquisizione della partenogenesi indefinita), l'*Artemia* di Cagliari e quella di Capo d'Istria potrebbero a buon diritto essere considerate come i punti estremi (di partenza e di arrivo) di questo cammino evolutorio della specie.

Comunque sia, e qualunque valore possano avere queste mie ipotesi, certo si è, che il fatto del fenomeno del raddoppiamento del numero dei cromosomi coinvolge nel caso dell'*Artemia salina* di Capo d'Istria una variazione costante nel modo di riprodursi e una variazione altrettanto stabile e costante nella compagine di tutto il soma.

Per questo (qualunque possa essere stata la sua origine) l'*Artemia salina bivalens* di Capo d'Istria è attualmente una specie biologicamente e morfologicamente ben separata dall' *Artemia salina univalens* di Cagliari.

Opere Citate.

1. Artom, C. La variazione dell'Artemia salina di Cagliari sotto l'influsso della salsedine. Memoria dell'Accademia Reale delle Scienze di Torino. Anno 1905—1906. p. 220—254.
2. —— Ricerche sperimentali sul modo di riprodursi dell'Artemia salina di Cagliari. Biologisches Centralblatt. Bd. XXVI. Nr. 1. 1906.
3. —— Ricerche sperimentali sulla variazione dell'Artemia salina Lin. di Cagliari. Biologica. Vol. I. Nr. 14. Torino. C. Clausen (H. Rinck). 1907.
4. —— La sistematica del genere Artemia in relazione col numero dei cromosomi, ecc. Biologisches Centralblatt. Bd. XXXI. Nr. 4. 1911.
5. —— Analisi comparativa della sostanza cromatica nelle mitosi di maturazione, ecc. Archiv f. Zellforschung. Bd. VII. Hft. 2. 1911.
6. Boring, A. M. On the effect of Different Temperatures on the Size of the Nuclei in the Embrio of Ascaris megaloc. ecc. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. XXVIII. 1909.
7. Boveri, Th. Zellenstudien. Hft. 5. Jena, Fischer. 1905.
8. Carazzi, Dav. Eine neue Hämatoxylinlösung. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. XXVIII. 1911.
9. Claus, C. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arbeiten aus dem Zool. Institut d. Universität Wien. Bd. VI. Hft. 3. 1886. S. 1—104.
10. Daday, D. Dees E. von. Phyllopodes Anostracées. Annales des Sciences naturelles. 9. Série 11. 1910.
11. Fries, W. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus Grub. und der parthenog. Generation von Artemia salina. Archiv f. Zellforschung. Bd. IV. Hft. 1. 1909.

12. Gates, R. R. The Stature and Chromosomes of Oenothera Gigas de Vries. Arch. f. Zellforschung. Bd. III. Hft. 4. 1909.
13. Giglio Tos, E. Il vero nodo della questione nel problema della origine delle specie. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Festband XXX, f. Prof. Roux. II. Teil. 1910.
14. Levi, G. Studi sulla grandezza delle cellule. Archivio di Anatomia e di Embriologia. Vol. V. Fascicolo 2. 1906.
15. Loeb, J. Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. Berlin, Springer. 1909,
16. Korschelt und Heider. Lehrbuch d. vergleich. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena, Fischer. 1890.
17. Montgomery, Thos H. Ir. Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera «Heteroptera», Transactions of the American Philosophical Society. Vol. XXI. p. III. 1906.
18. Tischler, G. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. Archiv f. Zellforschung. Bd. V. Hft. 4.
19. Samter und Heymons. Die Variationen bei Artemia salina Leach usw. Abhandlungen d. Königl. Preuß. Akad. der Wissenschaften. Berlin 1902.
20. Schmankewitsch, W. I. Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX. 1877.
21. Vejdowsky, F. Zur Hämocöltheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXII. 1905.
22. Winkler, H. Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Jena, Fischer. 1908.

Spiegazioni generali sulle figure.

Tutte le figure furono disegnate sul tavolo colla camera lucida Abbe.
Lunghezza del tubo del microscopio 160 mm.
Venne sempre usato Zeiss apocrom immers. omog. 3 mm, apert. 1,40.

Tavola IX.

N. B. Le figure 3, 4, 5, 6, 7, e 8 furono disegnate coll'oculare compensatore 18: ingrandimento circa 2400 diametri.

Tutte le altre figure furono disegnate coll'oculare compensatore 4: ingrandimento circa 550 diametri.

Fig. 1. Nuclei delle cellule dell'intestino medio di un «metanauplius» dell' *Artemia salina univalens.*

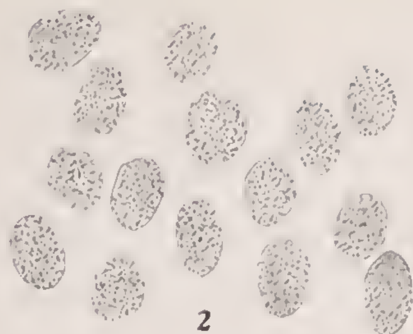
Fig. 2. Nuclei delle cellule dell' intestino medio di un «metanauplius» dell' *Artemia bivalens.*

Fig. 3. Profasi di divisione di una cellula dell'intestino medio di un metanauplius dell' *Artemia univalens.*

Fig. 4, 5 (*a*, *b*, *c*) e 6. Metafasi di divisione di cellule dell'intestino medio di un «metanauplius» del l'*Artemia salina univalens.*

Fig. 7. Metafasi di divisione di una cellula dell'abbozzo di uno dei somiti di un «metanauplius» dell'*Artemia salina univalens.*


1


2


3


4

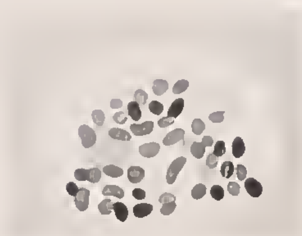

11


12


5 a

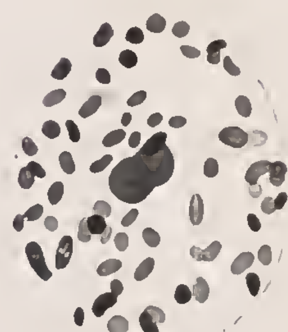

5 b

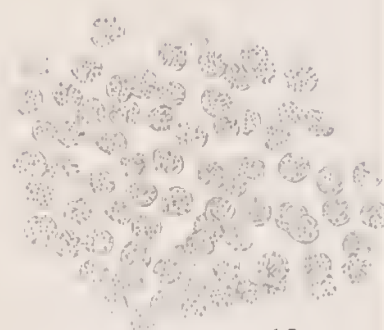

5 c

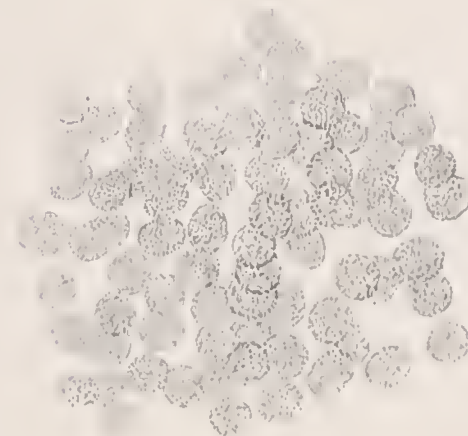

6

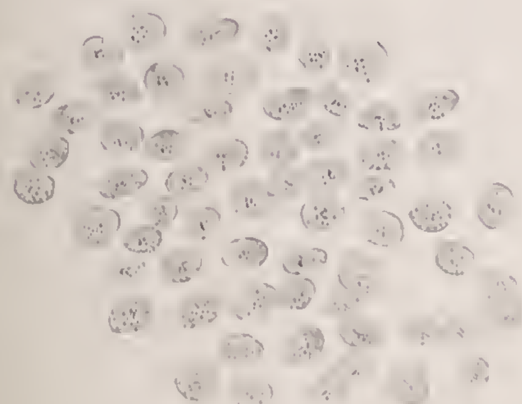

7

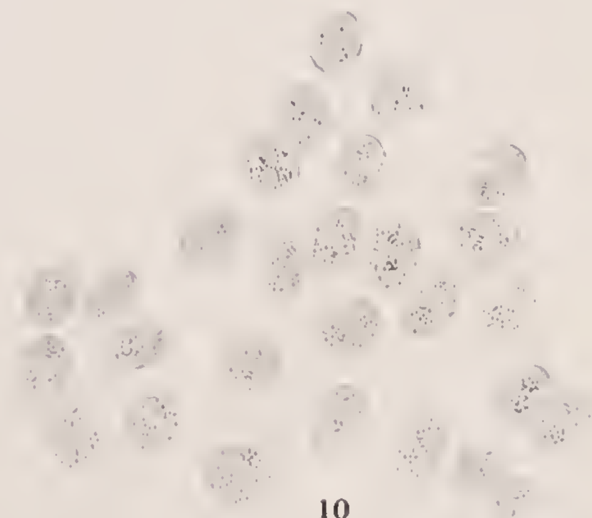

8 a


8 b

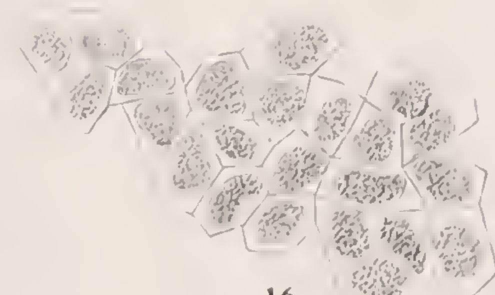

13


14


9

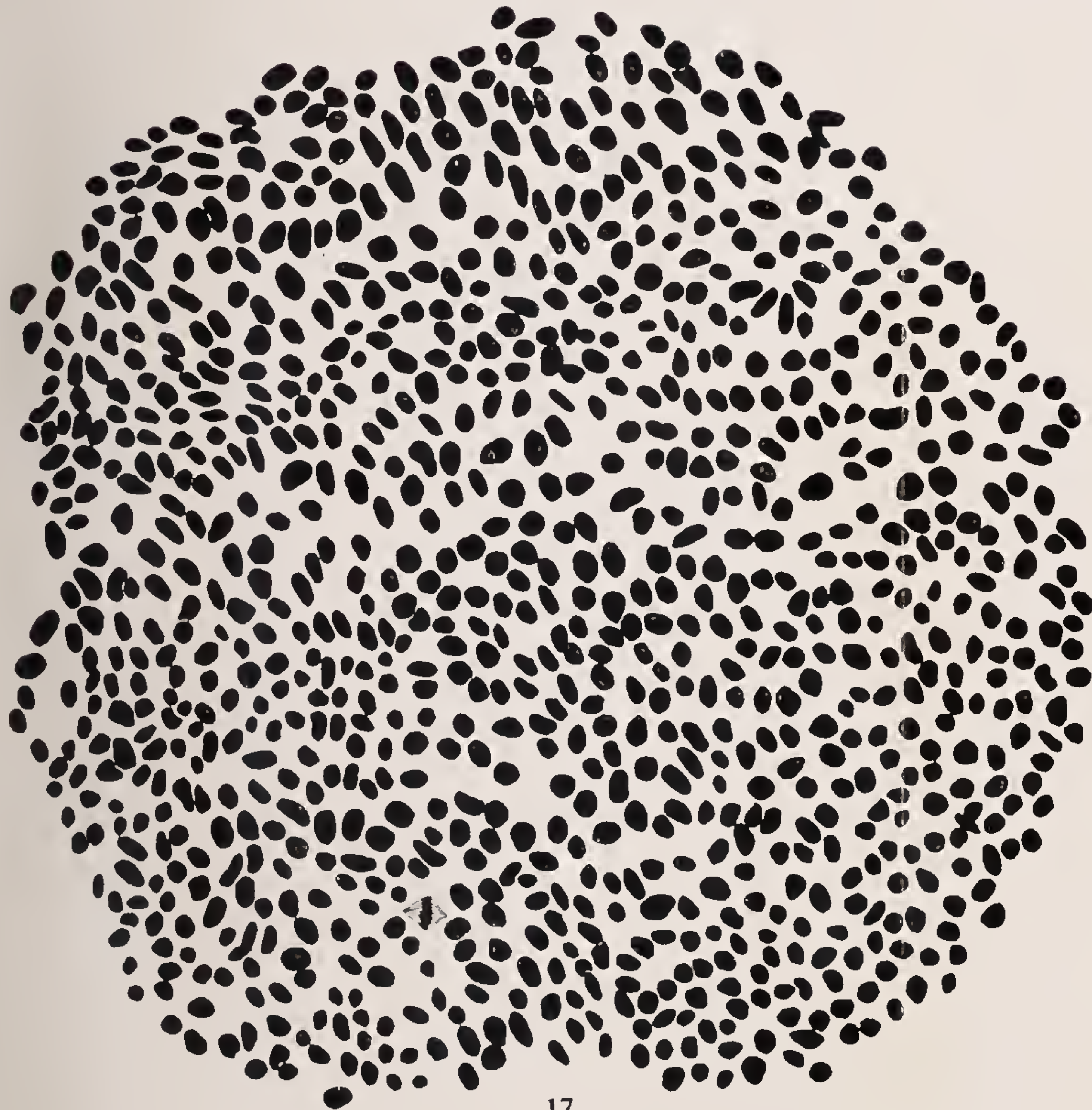

10


15

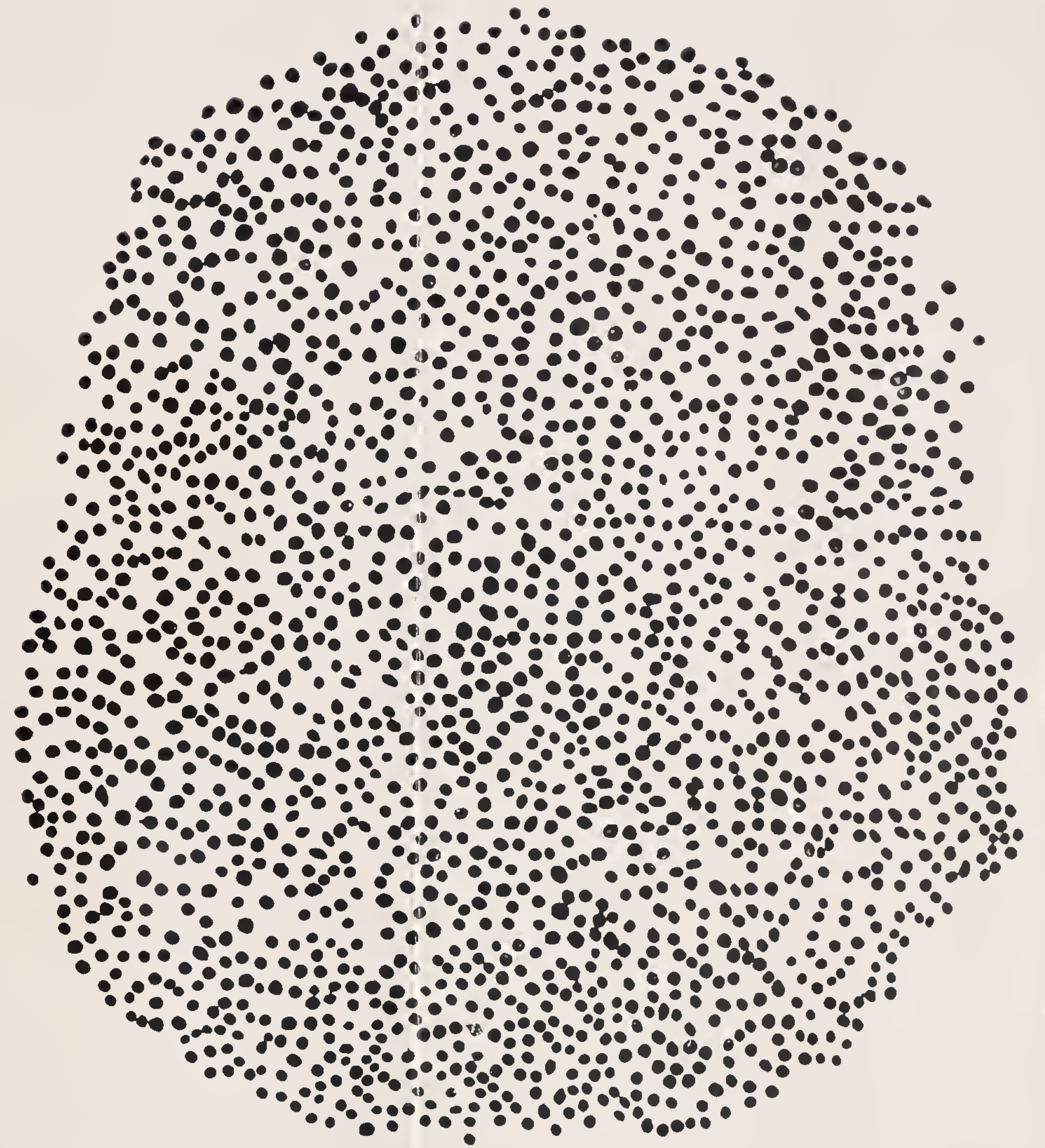

16

C. Artom delin.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



17



18

C. Artom delin.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 8 (*a*, *b*). Metafasi di divisione di una cellula dell'intestino medio di un «metanauplius» dell' *Artemia bivalens*.

Fig. 9. Nuclei delle cellule dell'intestino medio (parte toracica) di *Artemia univalens*.

Fig. 10. Nuclei delle cellule dell'intestino medio (parte toracica) di *Artemia bivalens*.

Fig. 11. Nuclei delle cellule dell'intestino medio (parte addominale) di *Artemia univalens*.

Fig. 12. Nuclei delle cellule dell' intestino medio (parte addominale) di *Artemia bivalens*.

Fig. 13. Nuclei delle cellule di un ganglio ottico di *Artemia univalens*.

Fig. 14. Nuclei delle cellule di un ganglio ottico di *Artemia bivalens*.

Fig. 15. Cellule poligonali dell'intestino medio di *Artemia univalens*.

Fig. 16. Cellule poligonali dell'intestino medio di *Artemia bivalens*.

Tavola X.

Le due figure furono disegnate coll'oculare compensatore 2: ingrandimento circa 225 diametri.

Fig. 17. Una porzione dell'intestino medio di *Artemia salina bivalens* corrispondente all'incirca ad una superfice di mm^2 2,7.

Fig. 18. Una porzione di eguale superfice (circa mm^2 2,7) dell'intestino medio dell' *Artemia univalens*.



The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in Carex aquatilis.

By

Arlow Burdette Stout.

With plates XI and XII.

Much evidence has accumulated in recent years in support of the doctrine of the individuality of the chromosomes. Their permanence, division, and growth are now well established facts. Observations are also recorded as to the relations of these individual units both in the general organization of the nucleus and in regard to the possible pairing of the maternal and paternal chromosomes in the somatic nuclei. Such investigations are of special significance for the problems of heredity. The studies here reported concerning the nuclear phenomena in *Carex aquatilis* relate especially to the identity of the individual chromosomes in all stages of nuclear development and to the fixed relative place arrangement of these individual units.

Juel (1900) describes and figures the principal stages of pollen formation for *Carex acuta* and his work is all that we have on the cytology of the genus *Carex*. His figures show stages from synapsis to the development of the generative cell and prove conclusively that three of the microspore nuclei degenerate, thus confirming and extending the work of Elfving (1879) and Strasburger (1884) on *Heleocharis*. Juel does not determine the method of chromosome reduction in the heterotypic division. The chromosomes do not even appear visibly paired in his figures of diakinesis. Still the general appearance of his figures for *Carex acuta* is strikingly similar to that of the same stages as I find them in *Carex aquatilis*.

My material was collected in the vicinity of Madison, Wisconsin, where *Carex aquatilis* is abundant. Tips from the large soil roots were

fixed at various dates during the growing season. Flower spikes were collected three or four times a week from the time the first leaves appeared until the pollen was shed. Both root tips and male and female flower spikes were fixed in the FLEMMING chrom-osmium-acetic solutions. The strong, medium, and weak strengths were all used. The best results were obtained with the strong for the root tips and the medium for the anthers. To secure good penetration of the flower spikes they were first dipped in CARNOY's fluid, or split lengthwise, or the glume-like bracts subtending the staminate flowers were removed. Flower spikes were also fixed in picro-formol solution with rather good results. The imbedded material was cut in sections from four to eight μ thick. For staining, the FLEMMING triple combination was used almost exclusively, although a few slides of each of the best series were stained with iron-haematoxylin. It was found that better staining results were secured when MERCK's "perhydrol" diluted in 70% alcohol to a strength of 3% was used as a bleach instead of commercial "dioxogen".

Description of observations.

The Resting Nuclei.

The resting nuclei in the embryonic region of the root tips are rather large in proportion to the size of the cells. One, two, or three nucleoles may be present as conspicuous spherical bodies. The chromatin appears in these resting nuclei in the form of small but definite oval masses, the "pseudo-nucleolen" of ZACHARIAS (1895) and ROSENBERG (1904), "chromocentren" of ROSENBERG (1909b) or the "prochromosomes" of OVERTON (1905). These masses are distributed rather evenly about the periphery of the nucleus. Aside from these chromatin masses with the connecting strands of linin and the nucleoles, the entire nuclear cavity appears to be filled with a homogeneous achromatic substance. The nucleoles may lie near the center or to one side of the nucleus. The chromatin masses are distributed rather evenly about the periphery of the nucleus. In well stained preparations it is also evident that these masses are connected together in longer or shorter series and do not form a reticulum such as has been commonly described for the resting nuclei. The serial arrangement is not always easily recognized at this stage, but by careful study it can always be observed, at least in certain parts of a nucleus. It is difficult to represent this arrangement in drawings. In my figures the chromatin masses lying in the higher focal planes are drawn darker, but the windings of the series cannot be brought out fully.

Plerome, periblem and dermatogen, and calyptrogen are sharply delimited in the roots of *Carex aquatilis* and the lines of demarcation are even carried through the embryonic apex of the root. The resting nuclei of all these regions show the structure described above. I have drawn a group of cells from the center of the embryonic region to show this (fig. 4). Cells *a* and *b* belong to the plerome, *c* and *d* to the periblem and dermatogen, and *e* is a cell of the calyptrogen. These are typical resting cells of the embryonic region.

That the chromatin masses which are present in these nuclei are the individual chromosomes is evident from a study of their subsequent history and appearance in the division figures. In shape they are somewhat irregular but compact masses entirely similar to the chromosomes as they appear in the middle prophases of the somatic divisions. In careful counts in a large number of resting nuclei I have in no case found more of these masses than the number of diploid chromosomes. The number established by counts of the equatorial plates of somatic, heterotypic, and homoeotypic division figures is, as near as I can determine, seventy-four. The chromatin units in the resting nuclei are small and often two or three of them are more or less massed together or overlie each other so that it is not possible to count them with complete certainly. It is clear, however, that their number does not exceed that of the chromosomes appearing in the equatorial plate.

The preparation shown in figure 4 is characteristic in this particular. The entire nucleus of cell *c* is present in the section and in it nearly seventy individual chromatin bodies are visible. Parts of the other nuclei drawn did not show in the section. Of the nuclei *b* and *e* about one-half is shown and forty-two chromatin units appear. Larger portions of the nuclei *a* and *d* are shown with a proportionally greater number of chromatin masses.

As noted above, a most conspicuous and interesting feature of the resting nuclei is the arrangement of the chromatin masses in series. It is not entirely clear that there is a single continuous spirem at this stage, but as is clearly shown in the drawing, in various regions of a nucleus a series can be traced for some distance. Where two series cross or are massed together it is difficult to trace the line. Cross fibres from one series to another may be present, but they are secondary. In these resting nuclei the chromosomes are definite bead-shaped bodies connected by rather thin strands of linin. When closely placed the series is easily traced; where the individuals are farther apart the connecting linin strands are followed with more difficulty.

The Somatic Division.

In entering the prophases, a nucleus enlarges slightly and the chromosomes increase in size. They retain, however, the same shape they had in the resting nuclei. While increasing in size they separate somewhat from each other and become quite evenly distributed against the nuclear membrane somewhat as the bivalent chromosomes are placed in diakinesis. They are also somewhat angular or even drawn out at different points as if connected with each other by cross fibres from various directions (figs. 5*b* and 6).

The chromosomes are at this stage almost isodiametric and their shape does not itself suggest the trend of the series, still in many of the nuclei in this stage of division the series can be followed at various places for some distance. The connecting strands of linin are thin and are not sharply differentiated from the chromatin by the stain.

Judging from the frequent occurrence of this stage in sections of root tips and young anthers, it must persist for some time. It may be characterized as the growth stage, and in it the chromosomes make their greatest visible increase in size. The resting nuclei range in diameter from 4,5 to 6,75 μ with the chromosomes about 0,2 or 0,3 μ in diameter. In the prophase stage just described the nuclei are from 6,75 to 7,5 μ in diameter and the chromosomes are from 0,3 to 0,4 μ in diameter. During later stages of the prophases the nuclei enlarge but little. The chromosomes, however, appear to enlarge somewhat. The relative sizes at various stages will be seen by comparison of figures 4, 5*b*, 10, and 11.

In passing from this stage the chromosomes move in from the periphery of the nucleus and their apparent arrangement in a single continuous spirem becomes more clear. The spirem is variously twisted and coiled about in the nuclear cavity. That it shows no breaks at all can not, of course, be established. There may be several rather long and more or less independent series. Figures 7*a*, 10, and 11 show several stages in the appearance of the spirem during the early prophases.

It is, however, clear in these nuclei of *Carex* that the chromosomes in resting stages and very early prophases do not primarily form a reticulum, but are connected in a series corresponding to the arrangement in the spirem as seen in the mid-prophase. The question as to the relation of the chromosomes from the paternal and maternal parents in the last previous fertilization is, of course, involved here and will be taken up in connection with studies of the fertilization processes which I shall report later.

In the spirem of the prophases the chromosomes are ellipsoidal or spherical masses. Although held rather closely together in a series, the outlines of each are clearly defined. There is no time when the substance of each is drawn out or when the chromosomes are merged together to make a dense homogeneous chromatic spirem. Such a spirem as is here described and figured I shall call a discrete spirem. By this term is here meant a serial alignment in which the individual chromosomes are clearly defined. At its most conspicuous stage this discrete spirem appears as in figure 11. It is least in evidence in the stage shown in figure 6.

During the prophases the one or more nucleoles are still intact and it is very clear that they do not break up into chromosomes or contribute directly any chromatin substance for the growth of the chromosomes.

The discrete spirem draws in toward the nucleole and may become closely aggregated about it as is shown in figures 8 and 9. The chromosomes may thus become closely massed together, but their individuality and their serial arrangement is maintained, as is evident from a study of such a preparation as is represented in figure 9. Nuclei in this stage are not so numerous as are those in the earlier or the later stages, but the evidence is conclusive that this perinucleolar and centrally aggregated condition of the spirem regularly follows the withdrawal of the spirem from the periphery of the nucleus and precedes the equatorial plate.

Early in the prophases the characteristic polar caps appear at opposite sides of the nucleus in the position of the future poles of the spindle. On the periphery of these as is shown in figures 5*b* and 6 there is a felt of fibres for the most part arranged concentrically. Later the colorless area between this felt of fibres and the nuclear membrane is less sharply defined and the fibres extend through it to the membrane. The fibres are now more parallel and tend to lie in the axis of the future spindle. Some of them appear to be in contact with the nuclear membrane. The membrane breaks down first in such regions of contact and in doing so appears to pass over into a fibrous material as is well shown in figures 8 and 11. Lawson's (1911b) conception that the nucleus is a vacuole whose membrane during the prophases shrinks until it envelops the chromosomes finds no support from the phenomena in *Carex aquatilis*.

The fibres of the cap continue to grow inward first through the cap and then into the nuclear cavity. The successive stages of their development are shown in figures 6, 10, and 11. When the fibres first grow into the nuclear cavity the spirem is somewhat looped or folded, the loops extending in the direction of the long axis of the spindle (fig. 12).

As the fibres continue to push into the nuclear cavity the loops of the spirem become flattened out in the plane of the equatorial plate. A lateral view of this stage is shown in figure 13. This stage is a very frequent one in my preparations. Figure 14 is a polar view of the series as it enters the equatorial plate and it shows that the serial order of arrangement of the chromosomes is still preserved. At this stage the spirem is irregularly looped and its parts may be crossed. Later as the chromosomes come to lie in the plane of the equatorial plate, the entire spirem lies in one plane without any apparent crossing of its parts. When the equatorial plate is completely formed the chromosomes are rather closely crowded together into an almost solid plate in which they are so evenly spaced that the serial arrangement is not clearly in evidence. At this time the nucleole is usually absent, but in some cases it can be seen at one side of the plate, but much reduced in size (fig. 13). During the late prophases the nucleole gradually decreases in size as if it were being dissolved.

It is to be noted that no split or line indicating the location of the future plane of cleavage is to be seen in the chromosomes at any time in the prophases. The mother chromosomes lie in the equatorial plate as compact ellipsoidal masses forming a rather solid plate. The whole number of mother chromosomes divides in the equatorial plate almost simultaneously. In a lateral view of an early anaphase two rather even ranks of daughter chromosomes are to be seen close together in the condition shown in figure 15. The daughter chromosomes are ellipsoidal or spherical in shape and when first formed they are about half the size of a mother chromosome.

A polar view of the group of daughter chromosomes during early anaphase shows that the serial arrangement is probably still maintained although the chromosomes are too close together to allow one to trace with absolute certainty a continuous series for any considerable distance. We may consider that in effect the discrete spirem that existed in the equatorial plate has been split into two daughter spirems, and that the chromosomes divide uniformly and simultaneously without losing their serial order. The daughter chromosomes thus maintain the same serial position with reference to each other which was occupied by the mother chromosomes. As the poles are reached the daughter chromosomes are usually closely packed together. Especially is this the case when a well developed system of polar rays extends from the polar ends of the spindle (fig. 16). In such cases the individual chromosomes are densely packed together. When there are few astral rays the chromosomes are more

loosely aggregated and the individuals can often be distinguished. There is considerable variation in the degree of development attained by the spindle fibres and polar rays. Figure 16 shows a well developed figure with rather unusually heavy astral rays; figure 17 is a somewhat later stage of a more weakly developed spindle figure.

The nuclear membrane now forms about the whole group of daughter chromosomes while they are massed together. The daughter nucleus so formed enlarges and the mass loosens up somewhat, the chromosomes become separated, and it is seen that they lie against the membrane and are connected in series as shown in figures 18 and 5*a*. For a time various chromosomes remain massed together as is seen in figure 18.

One or more nucleoles appear simultaneously with the formation of the membrane. The nucleus continues to increase in size, the chromosomes become more widely distributed until the condition of the resting nucleus is again reached. Meanwhile the cell-plate forms from the central spindle fibres after which the fibrous system disappears and the cytoplasm passes into a finely reticulated and vacuolated condition.

Following the telophases there seems to be but little growth in the volume of the individual chromosomes. As one observes the resting nuclei he is impressed with the apparently small amount of chromatin compared with that present in the division stages. This is partly due to the scattered position of the chromosomes because of which only a part of them appear in a single optical section. They are, however, much smaller during the resting stages. Their visible increase in size is a preparation for division.

The characteristic features of the cell division in the root tips of *Carex* may be summarized as follows:

1. The chromosomes are individualized bodies which can be identified not only at every stage in the division, but in resting nuclei as well.

2. They also maintain a serial arrangement which gives them a definite position relative to each other. This arrangement in a discrete spirem is in evidence in resting nuclei, but is most conspicuous in the prophases.

3. The chromosomes also pass into the equatorial plate in the same serial order they had in the prophases and this order is probably maintained through the anaphases.

The nuclei in the cortex and in the central cylinder further back in the root where division has ceased also show the chromosomes as definitely individualized bodies. Figure 1 shows this feature in typical nuclei in elongated cells of the central cylinder.

In the nuclei of cells situated in the outer layers of the root cap and in still older portions of the root the chromosomes cannot be identified. In the dying cells of the root cap the nuclei decrease in size, the nucleoles become smaller and the nuclear cavity becomes filled with a dense granular substance which stains quite uniformly.

The Sporogenous Tissues.

Everywhere in the cells of ovary walls, styles, stigmas, filaments, tapetum, and sporogenous tissue the chromosomes are recognizable in the resting nuclei. They are especially conspicuous in the tapetal nuclei as shown in figure 3, in the nuclei of the filaments (fig. 7 *b*), and in the nuclei of cells in the walls of the ovary (fig. 2). These nuclei are as a rule smaller than those of the root tips and accurate counts of such large numbers of chromosomes is not possible, but it is clear that the number of chromatic units does not exceed the chromosome number and that there is never a completely reticulated condition of the chromatin.

The resting nuclei in the archesporial cells of the young stamens range from 4,0 μ to 5,25 μ in diameter and are hence slightly smaller than the root tip nuclei. In the prophases of division, however, the nuclei often increase in diameter to 8,0 μ or 8,25 μ which is slightly greater than the diameter of the nuclei in the root tip during the same stage.

A cross section through a loculus at the stage of the early divisions of the archesporial cells shows that there it consists of a single outer layer of cells forming the wall, two rows of tapetal cells, and a single circle of wedge-shaped sporogenous cells. In such a section four or five sporogenous cells are usually shown. They are closely crowded together and are wedge-shaped in cross section with the apices in the center. The diameter of the entire cylinder of spore producing tissue at this stage is about 17 to 20 μ.

The Heterotypic Division.

When the spore mother-cells are fully formed and are passing into synapsis, five or six appear in a cross section of a loculus and the diameter of the whole cylinder of cells is from 22 to 25 μ. In the resting nuclei of the spore mother-cells the chromosomes are situated at the periphery and appear as shown in figure 19. In the presynaptic stages the nucleus enlarges to about 6,5 or 7,5 μ in diameter. The chromosomes draw away from the nuclear membrane appearing as in figure 20. They are now fusiform, which is due apparently to a sort of spinning out of their

substance along the line of the spirem. At this stage it is seen that the spirem remains attached by fibrils to the nuclear membrane at certain points as at *a*, and *b*, of figure 20 as if it were viscous and adhered to it. The chromosomes may appear even to be attached together in various directions by fibrils as shown in figure 20. The serial arrangement is, however, readily traced at many points at least for short distances. The connections between the chromosomes in the line of the spirem become more and more conspicuous. The chromosomes evidently become elongated until they form a thin continuous chromatic thread, the leptoneme of WINIWARTER (1901). This spirem is much tangled, folded on itself or crumpled. The attachments to the nuclear membrane noted above persist for some time producing such appearances as are shown in figure 21. This figure resembles superficially that produced by second synapsis as described by Miss SARGANT (1896 and 1897), ALLEN (1905), and others, except for the thinness of the spirem. There is some indication of a parallel arrangement of the threads in this stage. This stage is the first figured by JUEL (1900), but there can be no doubt that it is a presynaptic stage. The attachments of the chromatic thread to the nuclear membrane are not permanent. They break away and when the synaptic knot is fully formed the entire chromatin thread is drawn together into a rather compact mass. It may be possible that delicate linin fibres still connect the mass with the nuclear membrane, but I have not been able to bring them out by staining.

The diameter of the nuclei in the presynaptic stages varies from 8,5 μ to ocasionally 10,0 μ. There has been a growth slightly in excess of that exhibited by the nuclei in the prophases of previous divisions.

The synaptic knot usually lies to one side of the nuclear cavity and it may or may not envelop the nucleoles. There is, however, no such orientation of the knot with reference to gravity as has been especially described by CARDIFF (1906).

There can be no question that synapsis as here described and figured is a normal contraction stage and is not as LAWSON (1911a) claims simply due to a swelling of the nuclear membrane away from the chromatic reticulum. LAWSON considers that there is no decrease in the chromatin area during synapsis in *Smilacina*. This is certainly not the case in *Carex aquatilis*. Figure 22 shows an entire nucleus with a typical synaptic knot at its greatest contraction. The chromatin mass measures 3,75 μ in diameter, while the chromatin shown in figure 20 extends through a diameter of 7,0 μ.

The events of synapsis are in sharp contrast to those of the pro-

phases of the somatic division, and yet with some striking similarities. In both there is a marked early growth of the nucleus. In somatic prophases the chromosomes maintain a rather constant form. In preparation for synapsis, however, the chromosomes change their shape and the chromatin is drawn out into a delicate thread of considerable length, a condition to which there is nothing comparable in the somatic divisions of the plant and which is plainly an entirely new condition of the chromatin material, a point which is discussed further on.

The synaptic stage with the changes immediately preceding and following it, evidently lasts for some time, perhaps several days. As the knot loosens up we find a thick continuous spirem which appears as one solid homogeneous thread. The loosening continues until the thick spirem (pachyneme) is distributed quite evenly in the nuclear cavity where it is variously twisted about as is shown in figure 23. The stages of this loosening can be followed in the greatest detail, but there is no visible evidence regarding the mechanism of the process. At this stage no longitudinal split can be discerned in the thick spirem and throughout its entire length there appears no indication of the limits of the individual chromosomes.

I have not found intermediate stages between the spirem just described and diakinesis and can not at this time contribute anything further to the question of the origin of the paired chromosomes as they appear in diakinesis. The bivalent chromosomes of diakinesis are sharply defined (fig. 24). There is good evidence that here, also, they are arranged in a continuous series. The suggestion is strong that the thick spirem was double and that the diakinetic pairs have arisen by a contraction in length of the material of each chromosome. At the earliest stages of diakinesis it is to be observed that the chromosomes have not completely rounded up, but are drawn out into thread-like extensions which connect the individuals of successive pairs into the double series thus suggesting that, as noted, the pairing is due to the parallel arrangement of two series of chromosomes.

In diakinesis, as has been almost universally agreed, the pairs of chromosomes lie in the periphery of the nuclear cavity against the nuclear membrane. This position is similar to that of the univalent chromosomes as described above during the early prophases of the somatic divisions (compare figure 24 with 6). This stage in *Carex acuta* was figured by Juel (1900, fig. 30), but he does not show the doubling of the chromosomes which is so conspicuous in my preparations. The chromosomes are roughly elliptical with the sides which are in contact somewhat flat-

tened. They are often elongated in the direction of their alignment in the spirem.

Immediately after diakinesis the continuity of the bivalent discrete spirem becomes still more conspicuous. At first it is variously twisted about in the periphery of the nucleus (fig. 25). When two sister chromosomes lie in the plane of the section the paired condition is evident. When this position is taken by several successive pairs the double spirem can be traced without difficulty, especially if the pairs are rather close together. The spirem is, of course, so twisted that in the sections one of a pair of chromosomes frequently lies below the other and then the pair, except on careful focussing, may appear as one mass.

The important fact that can be established in *Carex* is that following the post-synaptic spirem the chromosomes reappear as oval bodies exactly comparable in size, shape, and number with those of the somatic prophases in the root tip and that these chromosomes here also have a definite serial arrangement. The only difference between this spirem and the vegetative spirem is that here the serially arranged units are double.

Early in diakinesis cytoplasmic changes preparatory to the formation of the heterotypic spindle may be seen. At first there is an accumulation of semi-fibrillar material about the nucleus. From this there develops a felted zone of rather short fibres which gradually become more conspicuous and form a weakly developed multipolar spindle. The multipolar stage is, however, not sharply marked and soon changes to a broad-poled spindle precisely like that of the somatic divisions.

The spindle fibres in all divisions stain readily and the entire spindle figure is conspicuous. While all stages of the early development of the spindle outside of the nucleus can be easily traced, I have not observed any definite intra-nuclear fibres such as have been noted in certain flowering plants especially by Allen (1903 and 1905) for *Larix* and *Lilium*. I find no evidence as to the nature of the intra-nuclear mechanism which operates previous to the breaking down of the nuclear membrane. In the prophases of the somatic divisions the chromosomes draw away from the membrane, the spirem becomes centrally aggregated and then loosens somewhat before the nuclear membrane breaks down and the visible spindle fibres grow into the nuclear cavity. In the heterotypic prophases still more complicated processes occur. After diakinesis, however, the double spirem behaves similarly to the single spirem of somatic divisions.

It is noticeable that in all resting nuclei the chromosomes are decidedly peripheral. They lie against the nuclear membrane. In the

telophases they appear in contact with the nuclear membrane as soon as it is formed and as the nucleus enlarges they move out with the membrane. During early synapsis there is an indication of the attachment of the leptoneme spirem to the membrane, and in diakinesis the paired chromosomes again appear at the periphery of the nucleus. This behavior seems to indicate that there is some sort of organic connection between the chromosomes and the nuclear membrane.

The paired chromosomes are in some way carried toward the center of the nucleus. The serial arrangement still persists and the chromosomes of a pair become so closely pressed together that there are few which clearly show evidence of their double nature. That they are double is perfectly evident from their number as well as from a study of the stages immediately preceding and following. Such a condition is shown in figure 26. The behavior of the bivalent discrete spirem is entirely similar to that of the single discrete spirem in the prophases of the somatic divisions (compare figs. 25 and 26 with 10 and 11).

As the nuclear membrane breaks down, the fibres extend into the nuclear cavity and the bivalent spirem becomes flattened into the plane of the equatorial plate. Neither here nor in the somatic divisions is there such a shrinkage of the nuclear membrane upon the mass of chromosomes as Lawson (1911 b) maintains is to be found in *Disporum*, *Gladiolus*, *Yucca*, *Hedera*, and *Allium*.

In a polar view of this stage the whole spirem is in view. The two chromosomes of a pair can be identified when they lie in a profile view. This is the position in which many are found during the early stages of the heterotypic equatorial plate. Figure 27 shows this stage; in this figure there are thirty-seven masses of chromatin nearly all of which unmistakeably consist of paired chromosomes. It is possible that at least two of the masses may consist of individual chromosomes which have either never paired or have already separated. It is interesting to note that at this stage one pair of chromosomes appears slightly larger than the rest. No heteromorphic chromosomes have been observed at any previous stage, yet in the polar view of the equatorial plate of the reduction division this larger pair seems to appear quite constantly. The difference is slight and the halves of the pair are apparently separated in the division as are the others.

The serial arrangement of the paired chromosomes is also strongly suggested at this stage. When the distance between adjacent pairs in different parts of the series becomes less than that between successive pairs, it is often difficult to trace the spirem with certainty. Usually

in the early stages of the equatorial plate the series of double chromosomes can be traced throughout most of its length. The spirem is more or less twisted so that one chromosome of a pair may lie above the other. As the metaphase stage approaches the spirem is so oriented that when viewed from the poles all of the pairs lie in this position. Juel's figure of this stage for *Carex acuta* shows fifty-two chromatin bodies, but it is not clear that they are bivalent (Juel, 1900, plate XVI, figure 32). Juel's figures show a suggestion of the serial arrangement of the chromosomes. His failure to discover the bivalence of the chromosomes in diakinesis and in the equatorial plate was perhaps due to the fact that he did not make a comparative study of the somatic divisions.

A lateral view of the heterotypic division figure is shown in figure 28. The homologous chromosomes are about to separate. This stage is similar in general appearance to the early metaphase of a somatic division; but there are, of course, but one half the number of chromosomes in each of the two spirems as they separate and they are here twice as large as the daughter chromosomes of the somatic metaphase. The chromosomes part almost simultaneously throughout the spirem and appear in lateral view in two well ordered ranks. They do not show a split or line of separation for the formation of the daughter chromosomes of the homoeotypic division; this may be due to staining or fixation, though I am inclined to believe from the appearance that the split does not occur at this stage, or that if it does occur, the two halves remain closely joined together.

For a time during the early anaphases the chromosomes are readily identified and the serial arrangement is more or less in evidence in the polar view. As the poles are reached the chromosomes are loosely massed together so that in early telophases there is an aggregation of the individuals. A nuclear membrane soon forms, and, as the daughter nucleus continues to enlarge, clear spaces show between the chromosomes, a nucleole appears and the serial arrangement of the chromosomes is clearly to be observed (fig. 29). The central spindle which was strongly developed during the early anaphases does not produce any pronounced cell plate. This spindle has largely disappeared when the sister nuclei are completely reorganized.

The Homoeotypic Division.

The two sister nuclei reach a completely resting condition, but soon enter on the prophases of the second division. The chromosomes are evidently full-sized throughout this period. At least there is no period

of growth such as is seen in the prophases of the somatic divisions. The long axes of the homoeotypic spindle figures may lie at any angle with reference to each other and they may lie in almost any position with reference to the apex of the pollen mother-cell. Figure 30 shows a cell in which the two spindles are at right angles to each other with one lying nearer the apex of the mother cell. This figure shows both a lateral and a polar view of the equatorial plate. The former shows an edge view of a rather flat plate. The polar view makes it possible to count the thirty-seven individual oval chromosomes and there is evidence that here again they are connected together in a series. In such views as are shown in figure 30 the series can be followed throughout most of its length. The behavior of the chromosomes in these homoeotypic divisions is quite similar to that which I have described for the somatic divisions. The spindles are about one-half the size of the heterotypic spindle figure. In the telophases the remains of the central spindles are still present, but not strongly developed, nor do they persist and form cell plates. No central spindle figure or cell plates between the granddaughter nuclei appear in my preparations.

The Development of the Pollen.

Three of the four daughter nuclei, as described by Juel for *Carex acuta*, now migrate toward the apex of the spore mother-cell and become crowded together[1]. As shown in figure 31 these nuclei are small. They contain for a time conspicuous nucleoles and the chromosomes are clearly defined oval masses distributed about the periphery. The fourth nucleus lies near the center of the general cytoplasmic mass. It is larger than the others, especially as it prepares for the division which forms the vegetative and the generative nuclei. The masses of chromatin which are present at this stage are difficult to count with absolute exactness, but the number is never larger than that of the haploid chromosomes.

Juel (1900) describes for *Carex acuta* the development of the generative cell by a sort of free cell formation which, however, judging from his figure is quite different from the method of free cell formation in the embryo sac of *Ephedra altissima* as described by Strasburger (1880). In Juel's figure the cell boundary is on the inside of an apparently fibrillar zone. The method of formation of the generative cell, as described by Juel, is furthermore at variance with what described by Strasburger (1884) for *Heleocharis*, and with what is considered to be the common method in Angiosperms. Friemann (1910) has recently studied the development of the generative cell in a number of monocots (*Fritillaria*

Meleagris, Najas major, Triticum vulgare, Tradescantia virginica, Veratrum album, Convallaria majalis, Leucojum aestivum, Tamus communis, Canna indica, Epipactis palustris), and finds that in every case the generative cell is cut off by a cell plate at the periphery of the microspore. It is then set free and migrates into the cytoplasm of the vegetative cell. I have not found the early stages of its formation in *Carex aquatilis*, but its crescent or spindle shaped form (fig. 32) as it lies in the cytoplasm is commonly shown in my preparations and suggests that it is formed in the usual way and not by free cell formation.

The vegetative nucleus becomes quite large and the chromosomes in it lie scattered in series about the periphery with much the appearance observed in resting root-tip nuclei. The generative nucleus gradually becomes more spherical. During these changes the pollen grain enlarges considerably and its central portion is occupied usually by one or more large vacuoles. This increase in size will be appreciated from a comparison of figures 30 and 33. The generative cell and the vegetative nucleus now usually lie near each other and near one side of the pollen grain. The chromosomes are conspicuous, their number is plainly that of the haploid nuclei. The drawing shown in figure 34 is from a section through a generative nucleus in late prophase. The chromosomes are spherical bodies connected in a single continuous series, in appearance and arrangement quite similar to that of the prophase of the division of diploid nuclei (compare fig. 34 with fig. 11). In the early stages of reconstruction the nuclei appear as shown in figure 35. Although these nuclei are very small the chromosomes are sharply differentiated at all stages. Each male cell, when fully formed, possesses a considerable amount of cytoplasm with a clearly defined membrane, as is shown in figure 36. The germ cells are fully formed before the pollen grains are shed from the anther. The vegetative nucleus of the pollen grain is spherical in shape and it usually lies near the large end of the pollen grain. The two male cells lie embedded in the cytoplasm of the vegetative cell. Their nuclei are spherical with the individual chromosomes as noted rather clearly defined. The central part of the pollen grain is coarsely vacuolated and the germ cells lie near the walls of the pollen grain. Usually they are not far from the vegetative nucleus and are often on opposite sides of it.

The vegetative nucleus of the microgametophyte is of about the same size as the nuclei of the somatic cells in the root tip, as will be seen from a comparison of figures 33, 35, and 36 with figure 4. The male nuclei are smaller. The chromatin in them is present, however, as distinct

beadlike bodies, and the serial arrangement can be traced in part. These chromatin bodies are certainly not more numerous than the haploid number of chromosomes.

Meanwhile the three microspore nuclei which were crowded into the apex of the old mother-cell have disintegrated. JUEL considers that in *Carex acuta* these three nuclei after forming spindles for division fail to complete the mitosis and return to a resting stage. I have not been concerned especially with this point, but my preparations indicate that there is more or less irregularity in the division of these three nuclei, and that as a result from three to six nuclei may be found at the apex. JUEL, as I judge, shows five nuclei in this position in one of his drawings (JUEL 1900, fig. 42). At first plasma membranes mark the boundaries of these cells (fig. 33). Later they become shriveled into compact masses which are closely pressed into the apex of the mother-cell wall. The central cytoplasmic mass is separated from these degenerating nuclei by a plasma membrane.

The mature pollen grain consists of a large vegetative cell in the cytoplasm of which are two germ cells each with a clearly defined plasma membrane. The wall of the old spore mother cell evidently becomes a part of the wall of the mature pollen grain.

Discussion.

It is evident from the above account that in *Carex aquatilis* the chromosomes can be observed as unit masses at all stages of nuclear development, except during synapsis and the thick spirem stage which follows it. The arrangement of these units in series is also a conspicuous and rather uniform feature.

The earlier evidence supporting the doctrine of the individuality of the chromosomes has been quite fully summarized by BOVERI (1904). The evidence is based largely (1) on the uniformity in the number and character of the chromosomes appearing in successive divisions, (2) on the proof that whenever more or less than the usual number of chromosomes enter a nucleus in the eggs of *Ascaris* the same number always appears in later divisions of that nucleus, (3) on the evidence that the loss of chromosome identity during the reticulated condition is only apparent, (4) on the proof that nuclear fusion doubles the number of chromosomes while the reduction division decreases the number by half. BOVERI extended the conception of individuality to the extent of regarding the chromosomes as elementary organisms rather than merely permanent cell organs.

Schwarz (1892) describes and figures "Chromatinkugeln" in certain resting nuclei of *Vicia faba*, *Lupinus luteus* and *Hyacinthus orientalis*. Later in the same year Rosen (1892) distinguishes in vegetative nuclei of *Scilla sibirica* two kinds of "Kernkörperchen", the "Eunucleolen" and the "Pseudonucleolen". He shows that the substance of the latter is the same as that of the chromatin.

Zacharias (1895) describes "Nebennucleolen" or "Pseudonucleolen" in *Cucurbita Pepo*. He even observed these bodies in the nuclei of living hair cells. He states that they are chiefly distributed about the periphery of the nucleus and that they stain blue or violet with "Jodgrün und Diamantfuchsin" while the nucleoles stain red. He concludes that these bodies are "Nucleinkörper".

Rosenberg (1904), was the first to discover that in *Capsella*, *Zostera*, and *Calendula* the number of these bodies is the same as that of the long known chromosomes of the division figures; that is the chromosomes are in reality represented in the resting nuclei by definite chromatic masses, the "pseudo-nucleoles". Overton (1905) proposed the term "prochromosomes" for the similar chromatin bodies which he found in the resting nuclei of the somatic cells of *Thalictrum purpurascens* and *Calycanthus floridus*, and which, as he points out, are not only too large to be considered as mere knots of the reticulum, but are of the same number as the chromosomes. He finds that each chromosome is represented by a definite center of chromatin material, the prochromosome, which enlarges directly into the chromosome of the prophases. These are usually much smaller than the chromosomes of the division stages and their shape may or may not be quite similar. The presence of prochromosomes in resting nuclei has since been reported by many investigators. Miyake (1905) for *Galtonia candicans*, Yamanouchi (1906) for *Polysiphonia violacea*, and Rosenberg (1907) for *Hieracium Auricula* and *H. venosum*. Laibach (1907) repeated Rosenberg's studies on *Capsella* and verified the observations regarding prochromosomes; he also found that prochromosomes are present in a number of other Cruciferae. Davis finds prochromosomes in *Oenothera grandiflora* (1909) and in *Oenothera biennis* (1910). Lundegard (1909) adds to the above list of plants possessing prochromosomes the species *Calendula officinalis*, *Achillea Millefolium*, *Anthemis tinctoria* and *Matricaria Chamomilla*. In his paper of 1909 Overton gives a full review of the literature bearing on the theory of the individuality of the chromosomes. Later in the same year Rosenberg (1909 b) reported the presence of prochromosomes in forty species of plants, and many still more recent investigators have made similar

observations for still other species of plants. In many of the above cases the prochromosomes were not followed throughout the prophases of somatic mitosis, but evidence was given that the chromatin units in the resting nuclei do not exceed the number of chromosomes for the respective species.

The resting nuclei of many species, however, show a finely divided reticulated chromatin. A study of the formation of the reticulum in the telophases and its behavior in the prophases, however, has led in many cases to the identification of so-called "unit reticula" derived from single chromosomes. Boveri (1888 and 1904) found evidence for this view in the lobed form of the nuclei of *Ascaris*. Among those who have contributed positive evidence of the existence of unit reticula in plants are Gregoire and Wygaerts (1904) for *Trillium grandiflorum*; Martins Mano (1905) for *Solanum tuberosum* and *Phaseolus vulgaris*; Gregoire (1906) for three species of *Allium*; Yamanouchi (1910) for *Osmunda cinnamomea*; Stomps (1911) for *Spinacia oleracea*, and Overton (1911) for *Podophyllum peltatum*. The evidence strongly suggests that such reticula are present in all species whose nuclei possess a finely reticulated structure during the resting condition.

The direct growth of the chromatin knots which are present in resting nuclei into chromosomes was observed by Huie (1897 and 1899), who fed the tentacles of *Drosera* and compared the nuclei of the fed tentacles with those in unfed tentacles and was able to recognize the successive steps in the growth of the chromatin masses. Rosenberg (1909 b) repeated Huie's experiments and confirmed the results and pointed out the bearing of the phenomena on the prochromosome hypothesis.

Evidence for the continuity of the chromosomes is found in their persistence through interkinesis. It is generally conceded that in many forms the chromosomes scarcely change their form in passing from the heterotypic to the homoeotypic division. This fact was shown as early as 1899 by Guignard.

Observations on species whose chromosomes show specific and constant differences in size and shape have furnished much evidence for the independent existence of these bodies. Heteromorphism of the chromosomes has been found in plants especially by the following investigators: Rosenberg (1904) for *Listera ovata*, ten large and twenty-two small chromosomes; Strasburger (1882) for *Funkia Sieboldiana*, six large and eighteen small chromosomes; Miyake (1905) for *Galtonia candicans*, twelve large and four small individuals; Schaffner (1909) for *Agave virginica*, four large, three smaller ringshaped and five smaller bivalent

chromosomes; Clemens Müller (1909) for *Yucca aloifolia*, *Yucca Draconis*, and *Yucca guatemalensis*, various sizes of large and small chromosomes; Rosenberg (1909a) for *Crepis virens*, two small, two large, and two intermediate in size; Tahara (1910) for *Crepis japonica*, sixteen chromosomes of various sizes; Ishikawa (1910) for *Ginkgo biloba*, twelve bivalent chromosomes of which one pair is large. There is also a vast literature regarding heteromorphism among chromosomes in animals, regarding which adequate summaries have been given by Stevens, Wilson, and Montgomery.

The chromosomes of *Carex aquatilis* are at their maximum development small bodies. They certainly are slightly, if at all, larger than the so-called chromomeres appearing in the spirem of the prophases of many plants. On this point I have made comparisons of the chromosomes as they appear in figures 10 and 11 with the spirem appearing in the prophases of the onion. The chromosomes in *Carex* at this stages are about 0,5 μ in diameter, while the spirem of the onion is not less than 0,8 μ in diameter. The diameter of the spherical chromosomes is, therefore, somewhat less than the thickness of the spirem in the onion at the time when the latter first shows the longitudinal split.

As far as I can observe the chromosomes in *Carex aquatilis* are homogeneous bodies. At no time during the somatic divisions do they appear to be made up of smaller units, "chromomeres", or "ids" as particularly conceived by Weismann (1892) and Strasburger (1894). On this point the appearance of the chromosomes during somatic division is most interesting. As already described in detail, the chromosomes are at all stages of the prophases spherical or oval bodies. At no time is their substance drawn out into a series of "ids" which may be divided equally by a longitudinal split. The division of the chromosomes is quantitative, but unless the entire chromosome is of uniform composition, it is difficult to see how the division can be equational.

In marked contrast to this constantly compact organization of the chromosomes of the somatic nuclei are the conditions seen in synapsis. Here the chromosomes are spun out at great length into a fine thread, the folds of which are intricately interlooped together. Out of this a continuous pachyneme thread develops and from this a double series of chromosomes is formed.

The opportunity for the exchange of actual substance between the paternal and maternal germ-plasms during such a union are very great and the various possibilities that exist in such a case are well presented by Allen (1905). He points out and discusses the following possibilities;

(1) Complete fusion of homologous idioplasms followed by equational division; (2) Partial fusion followed by equational division of fused portions and a varying distribution of uncombined portions; (3) No actual fusion, but mixture of the homologous idioplasmic units with redistribution of the various elements; (4) Rearrangement of entire chromosomes as units; (5) Interaction (perhaps chemical) between non-fusing portions of idioplasm; (6) Such a separation after contact of fusion that "each germ-cell receives the pure idioplasm of one or the other parent".

It would appear that the various possibilities for exchange and mutual influence during synapsis may be sufficient to account for the observed facts of heredity without assuming that there must be a chance distribution of chromosomes during the heterotypic division.

The serial association of the chromosomes has a significant bearing on the problems as to the general organization of the nucleus. Evidence against the existence of a continuous chromatic spirem at any stage has been brought out by MARTINS MANO (1905), GREGOIRE (1906), OVERTON (1909), STOMPS (1911) and others.

MARTINS MANO (1905) and GREGOIRE (1906) hold that in various species of *Allium*, and in *Solanum tuberosum* and *Phaseolus vulgaris* there is no spirem, either continuous or segmented at any stage of the somatic divisions. They further hold the view that there is no distinction between linin and chromatin, but this contention has not been accepted, at least as having general significance.

OVERTON (1909), however, in his studies of the pollen mother-cells of *Thalictrum purpurascens*, *Calycanthus floridus* and *Richardia africana* finds that the prochromosomes in resting somatic and sporogenous nuclei are arranged in parallel pairs with obvious linin intervals, and holds that "these heterogeneous spirems probably remain distinct throughout the life history of the sporophyte". In his more recent studies on *Podophyllum peltatum* (1911) he also emphasizes the fact, that while the spirem of the prophases is not a continuous chromatic spirem, the chromosomes are connected by visible linin intervals into a definite spirem.

STOMPS (1911) on the other hand reports that in *Spinacia oleracea* there is no serial alignment of the chromosomes and that the chromosomes even pass through synapsis without any evidence of a continuous serial arrangement.

In the older literature conspicuous cases of the presence of a chromatic spirem in resting nuclei are reported for the gland cells of *Chironomus* (BALBIANI, 1881) and the epithelial cells of various other insects (VAN GEHUCHTEN, 1890). BALBIANI even suggests that the spirem arrange-

ment may be the normal condition in resting nuclei and that the reticulated appearance commonly observed is an artefact. FLEMMING (1882) in considering this point reinvestigated the nuclei of *Chironomus* larvae and verifies BALBIANI's observations as to the presence of a chromatic spirem. He remarks that in these cases the organization of the resting nuclei is very similar to that at the beginning and the end of nuclear division.

RABL's (1885) conception of polarity in the nuclei of the salamander is based on the uniform and constant convergence of the spirem loops toward the polar field. He clearly shows that although the chromosomes give off anastomosing branches there are in the reticulum traces of the boundaries of the chromosome loops. He points out that this is evidence for the individuality of the chromosomes. A study of his figures shows also that the serial arrangement of the chromosomes seen most clearly in the spirem can also be traced with considerable clearness in these resting nuclei.

A classical example of the intimate association of chromosomes in series is seen in *Ascaris megalocephala bivalens.* Here there are long chromatin rods which behave like individual chromosomes in the germ cell divisions, but in somatic divisions each breaks up into about twenty segments which are to all appearances chromosomes. EDWARDS (1910) has shown that in *Ascaris lumbricoides* the so-called sex element of the maturation divisions is a group of five chromosomes. Other evidence similar to the above shows that chromosomes may be associated in series making what may be called plurivalent chromosomes. The condition in *Carex aquatilis* is somewhat similar in that in the prophases of the reduction division the chromosomes are connected up in a homogeneous spirem quite as they are in the embryonic divisions of *Ascaris.*

Since STRASBURGER (1905) reported the presence of paired chromosomes in dividing diploid nuclei in *Galtonia* and *Funkia* much evidence has appeared to show that such an arrangement of the somatic chromosomes is present in many plants. This pairing may be so intimate that each pair appears as one double chromosome, a condition shown by OVERTON (1909, p. 23). Other cases of constant pairing in somatic nuclei have been reported, especially by CLEMENS MÜLLER (1909) in various species of *Yucca*; ROSENBERG (1909 a) in *Crepis virens* and (1909 c) in *Drosera*; GATES (1911) in *Oenothera*; STOMPS (1911) in *Spinacia.*

I shall not here discuss the much disputed question of end to end or side by side association of homologous chromosomes during synapsis. The evidence is, I believe, conclusive that a paired condition is a feature

of organization in the chromosomes of the somatic nuclei in many species, and that as Overton (1909) shows this may extend to a pairing of two complete spirems.

In *Carex aquatilis* there is, as has been shown above, a permanent serial arrangement of the chromosomes, especially during the history of the somatic nuclei. In synapsis, however, the series of individual chromosomes is changed to a slender continuous chromatic spirem. After the contraction and pachyneme stage there emerge the bivalent chromosomes of diakinesis. The composition of these pairs as influenced by the events of synapsis has already been discussed.

In the thick spirem and the stages following it, I find no evidence of a strepsineme stage. The rounded chromosomes appear in pairs. They are nearly isodiametrical, as in the case of various insects, with no apparent twisting or crossing of parts. Hence in *Carex aquatilis* there is no possibility of such phenomena as Janssens (1909) describes under his "chiasmatypie" theory. If, however, the loops of the bivalent spirem should not straighten out as the spirem enters the heterotypic equatorial plate but should cross each other, there would be opportunity at this stage for chiasmatypic readjustment of parts of the paired spirems similar to that which Janssens describes between parts of paired chromosomes.

The double spirem appearing in diakinesis passes into the equatorial plate where two complete series part. It is, however, possible that in the more or less twisted condition of the double spirem just previous to the formation of the equatorial plate of the heterotypic division, there may be a rotating of certain pairs in the double spirem so that a constant association of the same chromosomes may not prevail. The marked persistance of the serial relationship, however, suggests strongly that each of the two series may remain as such throughout all stages of nuclear development. Even though there be a rotation of various pairs there are certain parts of the series in which the chromosomes remain in the same alignment. This decreases the opportunity for a simple chance distribution of the chromosomes in the reduction division.

From these observations it would appear that the serial arrangement of the chromosomes is an important factor influencing the degree of chance distribution of the maternal and the paternal chromosomes.

The studies here reported were pursued at the University of Wisconsin during the years 1909—11, and at the New York Botanical Garden during 1911—1912, and throughout the investigation the writer has had the helpful criticism and direction of Professor R. A. Harper.

Summary.

1. The chromosomes in *Carex aquatilis* are small spherical bodies which at their maximum development are not more than 0,5 μ in diameter.

2. These chromosomes are present in all resting nuclei as visible units of definite number.

3. These individual chromosomes can be traced as such through all stages of both somatic and germ-cell divisions with the exception of the various stages of synapsis.

4. The spirem of the prophases is discrete: it consists of separate chromosomes whose identity is clearly marked at all stages.

5. This serial arrangement of the chromosomes is not lost in the division stages. The daughter chromosomes are arranged in a series which remains in evidence during the resting stages.

6. I am not able to find a longitudinal split through the chromosomes during the prophases. The split first appears as the daughter chromosomes separate on the equatorial plate.

7. In the prophases of synapsis the chromosomes spin out at great length into a thin thread, the leptoneme spirem. which is apparently intricately looped and folded on itself.

8. Synapsis is a well marked stage which can not be regarded as an artefact, and it is followed by a well marked pachyneme spirem which becomes evenly distributed throughout the nucleus.

9. In diakinesis the bivalent chromosomes form a more or less obvious heterogeneous double spirem.

10. The heterotypic division is a separation of whole chromosomes which have previously been paired.

11. In *Carex aquatilis*. as in *Carex acuta* (Juel. 1900), but one microspore nucleus develops into a pollen grain.

New York Botanical Garden, N. Y. City, March 1912.

Literature Cited.

Allen, C. E. (1903). The early stages of spindle formation in the pollen mother cells of Larix. Ann. Bot. Vol. VII. p. 281—311.

—— (1905). Nuclear division in the pollen mother-cells of Lilium canadense. Ann. Bot. Vol. XIX. p. 189—258.

Balbiani. E. G. (1881). Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez le Chironomus. Zool. Anz. Bd. IV. S. 637—641, 662—666.

Boveri, T. (1888). Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala. Jena.

—— (1904). Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

Cardiff, I. D. (1906). A study of synapsis and reduction. Bull. Torrey Bot. Club. Vol. XXII. p. 271—306.

Davis, B. M. (1909). Cytological studies on Oenothera. I. Pollen development of Oenothera grandiflora. Ann. Bot. Vol. XXIII. p. 551—571.

—— (1910). Cytological studies on Oenothera. II. The reduction divisions of Oenothera biennis. Ann. Bot. Vol. XXIV. p. 631—651.

Edwards, C. L. (1910). The idiochromosomes in Ascaris megalocephala and Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellforschung. Bd. V. S. 422—428.

Elfving, Fredrik. (1879). Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschrift. Bd. XIII. S. 1—28.

Flemming, Walther. (1882). Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig.

Friemann, Wilhelm. (1910). Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monocotylen Pflanzen. Inaug.-Diss. Bonn.

Gates, R. R. (1911). Chromosome Reduction. Bot. Gaz. Vol. LI. p. 321—344.

Grégoire, Victor. (1906). La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales. La Cellule. T. XXIII. p. 311—353.

Grégoire, Victor et Wygaerts, A. (1904). La reconstruction du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule. T. XXI. p. 7—76.

Guignard, Léon. (1899). Le développement du pollen et la réduction chromosomique dans Naias major. Arch. Anat. Micr. Vol. II. p. 455—509.

Huie, Lily H. (1897). Changes in the cell organs of Drosera rotundifolia produced by feeding with egg-albumen. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XXXIX. p. 387—425.

—— (1899). Further study of cytological changes produced in Drosera. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XLII. p. 203—222.

Ishikawa, M. (1910). Über die Zahl der Chromosomen von Ginkgo biloba. Bot. Mag. Tokyo. Bd. XXIV. p. 225—226.

Janssens, F. A. (1909). La Théorie de la Chiasmatypie. La Cellule. T. XXV. p. 389—411.

Juel, H. O. (1900). Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. III. Die Entwicklung der Pollenkörner bei Carex. Jahrb. Wiss. Bot. Bd. XXXV. S. 649—656.

Laibach, Friedrich. (1907). Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. Bot. Centralbl. Bd. XXII. S. 191—210.

Lawson, A. A. (1911a). The phase of the nucleus known as synapsis. Trans. Roy. Soc. Edin. Vol. XLVII. p. 591—602.

—— (1911b). Nuclear osmosis as a factor in mitosis. Trans. Roy. Soc. Edin. Vol. XLVIII. p. 137—161.

Lundegård, Henrik. (1909). Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dikotylen Pflanzen. Svensk Bot. Tidskrift. Bd. III. S. 78—124.

Martins Mano, Thomaz. (1905). Nucléole et chromosomes dans le méristème radiculaire de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris. La Cellule. T. XXII. p. 57—77.

Miyake, Kiichi. (1905). Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. Wiss. Bot. Bd. XLII. S. 83—120.

Müller, Clemens. (1909). Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von Yucca. Jahrb. Wiss. Bot. Bd. XLVII. S. 99—117.

Overton, J. B. (1905). Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. Wiss. Bot. Bd. XLII. S. 121—153.

—— (1909). On the organization of the nuclei in the pollen mother-cells of certain plants. Ann. Bot. Bd. XXIII. p. 19—61.

—— (1911). On the organization and reconstruction of the nucleus in the root-tips of Podophyllum peltatum. Science N. S. Vol. XXXIII. p. 193.

Rabl, Carl. (1885). Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. X. S. 214—336.

Rosen, Felix. (1892). Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. Beitr. Biol. Pfl. (Cohn). Bd. V. S. 443—458.

Rosenberg, O. (1904). Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora. Bd. XCIII. S. 250—259.

—— (1907). Cytological studies on apogamy in Hieracium. Botan. Tidsskr. Bd. XXVIII. p. 143—170.

—— (1909a). Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk Bot. Tidskrift. Bd. III. S. 64—77.

—— (1909b). Über den Bau des Ruhekernes. Svensk Bot. Tidskrift. Bd. III. S. 163—173.

—— (1909c). Cytologische und morphologische Studien über Drosera longifolia × D. rotundifolia. Kungl. Sv. Vet.-akad. Handl. Bd. XLIII. S. 1—64.

Sargant, Ethel. (1896). The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon I. Oogenesis. Ann. Bot. Vol. X. p. 445—477.

—— (1897). The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. II. Spermatogenesis. Ann. Bot. Vol. XI. p. 187—224.

Schaffner, J. H. (1909). Reduction divisions in the microsporocytes of Agave virginica. Bot. Gaz. Vol. XLVII. p. 198—214.

Schwarz, Frank. (1892). Zellkerne. (Die morphologische und chemische Untersuchung des Zellkernes). Beitr. Biol. Pfl. (Cohn). Bd. V. S. 76—123.

Stomps, T. J. (1911). Kernteilung und Synapsis bei Spinacia oleracea L. Biol. Centralblatt. Bd. XXXI. S. 257—308.

Strasburger, Eduard. (1880). Zellbildung und Zellteilung.

—— (1882). Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung. Bonn.

—— (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena.

—— (1894). The periodic reduction of the number of chromosomes in the life-history of living organisms. Ann. Bot. Vol. VIII. p. 281—316.

—— (1905). Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. Wiss. Bot. Bd. XLII. S. 1—71.

Tahara, M. (1910). Über die Zahl der Chromosomen von Crepis japonica Benth. Bot. Mag. Tokyo. Bd. XXIV. S. 23—28.

Van Gehuchten, A. (1890). Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. La Cellule. T. VI. p. 185—289.

Weismann, August. (1892). The Germplasm. Jena. (English Trans. N. Y.).

Winiwarter, H. von. (1901). Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biol. T. XVII. p. 33—199.
Yamanouchi, Shigeo. (1906). The life history of Polysiphonia violacea. Bot. Gaz. Vol. XLV. p. 401—449.
—— (1910). Chromosomes in Osmunda. Bot. Gaz. Vol. XLIX. p. 1—12.
Zacharias, Eduard. (1895). Über das Verhalten des Zellkernes in wachsenden Zellen. Flora. Bd. LXXXI. (Ergänzungsband.) S. 217—266.

Explanation of Figures in Plates XI and XII.

All the figures were drawn with the aid of a camera lucida, and with a Zeiss apochromatic 3 mm. objective and compensating ocular 18. × 2400.

Plate XI.

Fig. 1. Cells in the plerome. Nuclei containing chromosomes with the serial arrangement in evidence.

Fig. 2. Cell in the wall of an ovule. Resting condition.

Fig. 3. Tapetal cell. Early prophase.

Fig. 4. Cells in the embryonic region of a root-tip: *a* und *b* are in the plerome; *c* and *d* are in the region of the periblem and dermatogen; *e* is in the calyptrogen. Chromosomes are present in all of the nuclei.

Fig. 5. Cells in the periblem: *a* during late telophase; *b* during early prophase. Upper portion of nucleus *b* not in the section.

Fig. 6. Cell in periblem during prophase; lower portion of nucleus not in the section.

Fig. 7. Cells in the filament of a stamen. *a* during prophase, *b* in resting stage.

Fig. 8. Cell during mid-prophase. Spirem is wound about the nucleole.

Fig. 9. Optical section through a nucleus in the same stage as shown in fig. 8. In the sequence of division this stage follows the one shown in fig. 11.

Figs. 10 and 11. Stages in prophase showing the discrete spirem and the early appearance of spindle fibres.

Fig. 12. Prophase after nuclear membrane has broken down.

Fig. 13. Lateral view of an equatorial plate.

Fig. 14. Polar view of an equatorial plate in the early stages of its development.

Fig. 15. Cell in anaphase, lateral view.

Fig. 16. Late anaphase showing rather heavy spindle and polar fibres.

Fig. 17. Early telophase. Cell plate forming.

Fig. 18. Telophase. Chromosomes separating out in series.

Plate XII.

Fig. 19. Nucleus of microspore mother-cell in the resting stage. Lower part of nucleus not in the section.

Fig. 20. Nucleus preparing for synapsis. Chromosomes are spinning out and show attachments to nuclear membrane as at *a* and *b*.

Fig. 21. Nucleus in a stage preceding synapsis. Chromosomes spun out into a fine leptoneme which is attached to the nuclear membrane at several points.

Fig. 22. Synapsis.

Fig. 23. Pachyneme stage of post-synapsis.

Fig. 24. Diakinesis. Chromosomes in pairs at the periphery. Spirem somewhat in evidence.

Fig. 25. Stage following diakinesis. Bivalent spirem drawing in from the periphery. Lower part of the nucleus in cell *a* not shown.

Fig. 26. A stage somewhat later than the one shown in fig. 25. Spirem is more toward the center of the nucleus. The bivalent chromosomes appear more compact.

Fig. 27. Polar view of the equatorial plate of the heterotypic division: 37 pairs of chromosomes in view; most of them in profile. The serial arrangement can be traced for some distance.

Fig. 28. Lateral view of the equatorial plate of the heterotypic division just previous to the separation of the paired chromosomes.

Fig. 29. Telophase of the heterotypic division.

Fig. 30. Homoeotypic divisions; both polar and lateral views shown.

Fig. 31. Cell showing the four microspore nuclei. Only the large central one will develop; the three at the apex will eventually disintegrate. All show the chromosomes.

Fig. 32. Stage showing the elongated generative cell. The vegetative nucleus lies at a lower level and is only shown in part.

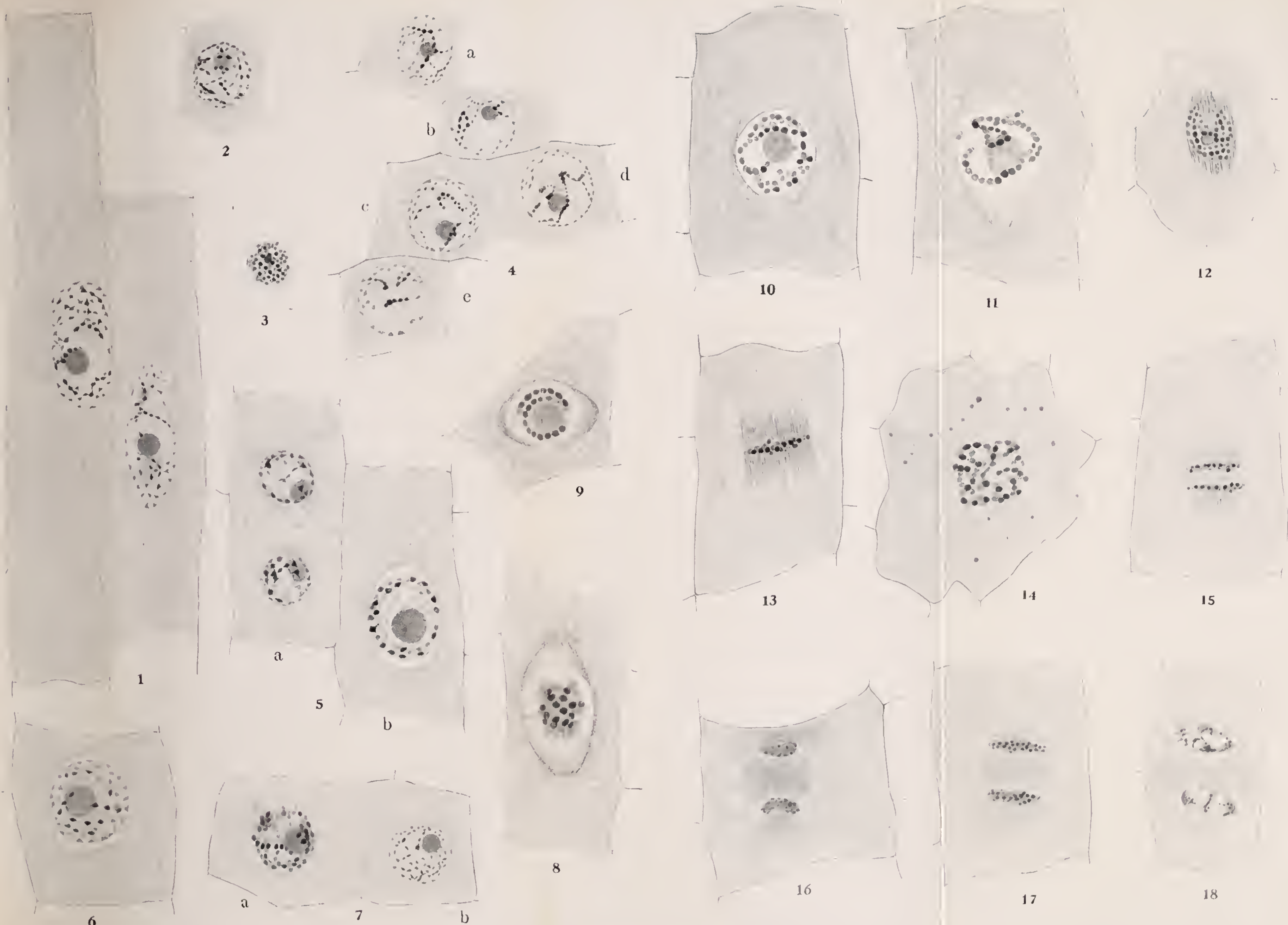
Fig. 33. Median section through a pollen grain showing vegetative nucleus, generative cell which is now rounded, and two of the cells at the apex. Chromosomes are present in all the nuclei and the serial arrangement is in evidence.

Fig. 34. Portion of a pollen grain showing generative cell in prophase. The spirem consists of individual chromosomes.

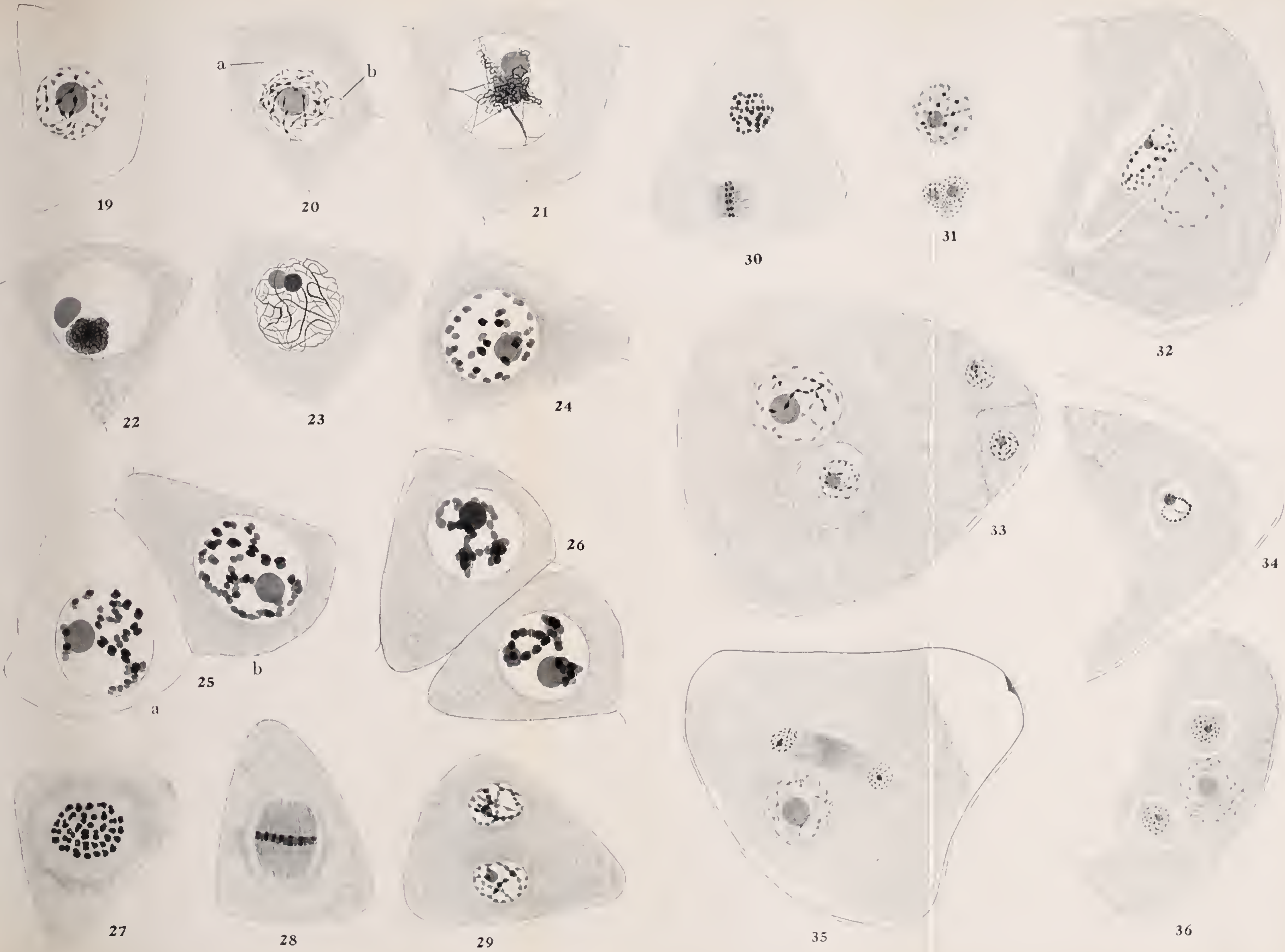
Fig. 35. Showing telophase in the division of the generative cell. At the apex of the grain is shown a portion of the plate formed by the disintegrating nuclei.

Fig. 36. Portion of a mature pollen grain showing nucleus of the vegetative cell and the two germ cells. The chromosomes are visible in all three nuclei.





Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Stout.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

The chromosomes of Gryllotalpa borealis Burm.[1]).

By

Fernandus Payne.

With 2 figures in the text[2].

In the report of the meeting of the American Society of Zoologists (Science '11) Baumgartner states that in *Gryllotalpa* an odd chromosome is present and that one of the tetrads divides unequally. At that time I was working on the same form, particularly the synaptic stages and the sex chromosomes. Lately, I have been able to follow the chromosomes in the oogonial, spermatogonial and spermatocyte divisions and find an interesting chromosome combination. This combination may be interpreted in one of three ways; first, as an unequal pair of idiochromosomes and a supernumerary; secondly, as a triad group similar to that of *Conorhinus*, *Fitchia* (Payne '09) or *Thyanta* (Wilson '10), with the exception that here the grouping occurs in the first division instead of the second and that the two chromosomes which go to the female producing pole do not behave as a unit; thirdly, as an unequal pair of idiochromosomes and an odd chromosome.

For convenience of description, I shall refer to this chromosome combination as a pair of idiochromosomes and an odd chromosome, although the evidence is not conclusive as to whether this is the correct interpretation.

The oogonial groups which were counted in only one individual show twenty-four chromosomes (Fig. 1 *A* and *B*). While some of these chromosomes are bent into more or less typical *Vs*, they are well separated (more than the figures show) and there is no doubt as to the correctness of this count. In Fig. 1 *A*, the chromosomes are not completely condensed; hence the difference in appearance between *A* and *B*. There

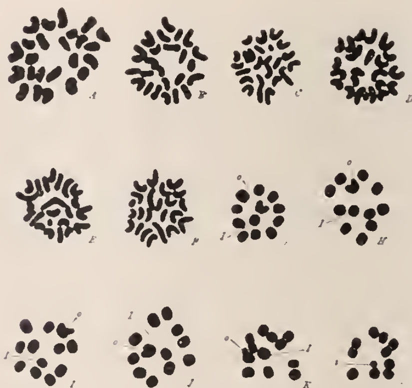
[1]) Contribution from the Zoological laboratory of Indiana University No. 126.

[2]) By mistake the figures are only one-fourth the size the author intended they should be.

are twenty-three chromosomes in the spermatogonial groups (Fig. 1 *C*, *D*, *E* and *F*) and the number is constant in the ten different individuals which I examined. Of these twenty-three chromosomes, one is noticeably smaller than the others and as we shall see, it is the one which I shall call the small idiochromosome.

In the first spermatocyte division there are twelve chromosomes (Fig. 1 *G*, *H*, *I* and *J*), one of which is irregular in shape, often constricted longitudinally and usually does not lie in the same plane as the other eleven. Side views of the metaphase plate of this division (Fig. 2 *A*, *B*, *C*, *D*, *E* and *F*) show that ten of these twelve are constricted dumb-bell shaped chromosomes. The other two, however, are different. One of these, which I shall designate as the odd chromosome and the one which often appears constricted longitudinally in pole views of this division, passes undivided to one pole. It moves in advance of the others and often reaches the pole before the other chromosomes divide (Fig. 2 *D*, *E* and *F*). The second one is an elongated chromosome constricted into two unequal parts (Fig. 2 *A*, *B*, *C*, *D* and *E*), the large part being irregular in shape. This unequal bivalent divides as a rule before the other ten chromosomes, the larger part moving to one pole and the small one to the opposite pole (Fig. 2 *F* and *G*). This unequal pair I shall speak of as a pair of idiochromosomes in the sense that it was originally used by WILSON ('05). Here, however, they pair in the first division and divide separately in the second as in *Tenebrio* and the Diptera (STEVENS '05 and '08). The interesting point is that the large idiochromosome and the odd chromosome always go to the same pole. That this is a constant phenomenon, I feel certain, as hundreds of side views have been observed and in no case have I seen an exception. The ten dumb-bell shaped chromosomes divide equally. Thus two kinds of secondary spermatocytes are produced, one contain-

Fig. 1.



Gryllotalpa borealis Burm. *A* and *B*, metaphase plates, oogonial division, 24 chromosomes; *C*, *D*, *E* and *F*, metaphase plates, spermatogonial division, 23 chromosomes; *G*, *H*, *I* and *J*, metaphase plates, first maturation division, 12 chromosomes (*I*, large idiochromosome and *o*, odd chromosome); *K* and *L*, anaphase figures of first division from the same cell (*i*, small idiochromosome).

ing twelve chromosomes and the other eleven. These two kinds further differ in that one contains a large idiochromosome and an odd chromosome, and the other a small idiochromosome. Fig. 1 *K* and *L* are anaphase figures from the same cell showing the manner of the first division and the two kinds of chromosome groups which pass to the secondary spermatocytes.

Fig. 2.



Gryllotalpa borealis Burm. *A*, *B*, *C*, *D*, *E* and *F*, side views, metaphase plate, first division; *G*, anaphase, side view, first maturation division; *H*, metaphase, side view, second maturation division; *I* and *J*, metaphase plate, polar view, second division, showing the 12 chromosome class of secondary spermatocytes; *K* and *L*, metaphase plates, polar view, second division, showing the 11 chromosome class of secondary spermatocytes; *M*, *N* and *O*, side view, second division, showing the division of the odd chromosome; *P*, second division, anaphase, polar view, showing that all the chromosomes divide in the 11 chromosome class of secondary spermatocytes.

Metaphase plates of the second maturation division show the same number and the same size relations as the anaphase figures of the first division (Fig. 2 *I* and *J* showing the twelve class and Fig. 2 *K* and *L* the eleven class). While my material does not show good anaphase figures of the second division in polar view, side views of such figures (Fig. 2 *O*) indicate that all the chromosomes divide. Fig. 2 *M*, *N* and *O* shows clearly the division of the odd chromosome, while Fig. 2 *H* shows the division of the small idiochromosome before the others. The number and size relations of the chromosomes in the male and female groups make it conclusive, it seems to me, that all the chromosomes must divide in this division. The male number is twenty-three and one of these is a small idiochromosome while the female number is twenty-four and there are no small chromosomes present. Thus we have two classes of spermatozoa differing as did the secondary spermatocytes in that one class contains eleven chromosomes and the other twelve, and in that the eleven class contains a small idiochromosome and the twelve class a large idiochromosome plus an odd chromosome. Judging from the male and female groups these two classes must be respectively male and female producing and the fertilization formula as follows:

sperm egg
11 + 12 = 23 ♂
12 + 12 = 24 ♀

Whether or not the odd chromosome and the unequal pair of idiochromosomes remain in a condensed form during the growth period, I am unable to say as my material does not demonstrate this point. Accordingly, I am also unable to say, whether the components of the idiochromosome bivalent, pair at the synaptic period or just previous to the first division.

General.

Since I have given three interpretations to this peculiar chromosome combination it may be well at this point to discuss them briefly. The first interpretation, I think, can be rejected without much consideration. The single odd chromosome cannot be a supernumerary chromosome on account of its regularity in behavior and its definite correlation with sex production. In the first division it always passes undivided to the same pole as the large idiochromosome or to the female producing pole and divides in the second. The supernumeraries of *Metapodius* divide in the first division but pass to either pole in the second; those of *Diabrotica* divide in either division and pass undivided to either pole in the other division. In both cases the supernumeraries bear no relation to sex.

There is a better basis for the second interpretation, especially so when we compare the combination in *Gryllotalpa* with those found in the Reduviidae (Payne '09) and in *Thyanta* (Wilson '10). I realize there is danger in comparing the chromosomes in two groups so widely separated as the Hemiptera and Orthoptera, yet it seems to me if there has been an evolution in chromosome formation and combinations, as there certainly has been, this evolution must have taken place along the same general lines in all forms. In *Conorhinus*, *Fitchia* and *Thyanta* the large idiochromosome is represented by two or to use Wilson's term the X-element is double and the two chromosomes which form it pass as a unit to the same pole in the second division. This is practically what we find in *Gryllotalpa* except that the two chromosomes (those which I have called the large idiochromosome and the odd chromosome) pass to the same pole in the first division instead of the second. The intimate association, however, between the two chromosomes of the X-element found in *Conorhinus*, *Fitchia* and *Thyanta* is not present in

Gryllotalpa, but if this double X-element arose in these forms by the breaking up of the large idiochromosome as suggested (Payne '09), it is possible that this chromosome combination in *Gryllotalpa* arose in the same way and that an intimate association once existed between the large idiochromosome and the odd chromosome, but has been lost. It must be admitted, I think, that this interpretation fits in more nicely with previous work along this line and offers no obstacle to the various theories of sex production based upon the sex chromosomes.

If we consider *Gryllotalpa* as an isolated case, the evidence is certainly in favor of the third interpretation, that is, that there is present in this form an unequal pair of idiochromosomes and an odd chromosome. The behavior of the odd chromosome is typical of those previously described. It passes undivided to one pole in one division and divides equally in the other. Also the behavior of the unequal pair of idiochromosomes is typical of those described by Stevens in *Tenebrio* and certain Diptera ('05 and '08). The two components separate in the first division and each divides in the second. As previously stated, an intimate association exists between the members of the double X-element in *Conorhinus*, *Fitchia* and *Thyanta*. They not only move to the same pole in the second division, but lie close together and move as a unit. In *Gryllotalpa* there is no connection between the large idiochromosome and the odd chromosome other than that they both move to the same pole in the first division. They may or may not lie close together and they do not move as a unit, the odd chromosome always moving far in advance of all the other chromosomes. The fact that here we find two chromosomes which can be identified as passing to the same pole need not necessarily mean that a more intimate association once existed between them. While it has been assumed that the arrangement of the chromosomes on the spindle is a haphazard one, especially by those who have looked upon the chromosomes as a basis for an interpretation of Mendelian heredity, it by no means is an established fact that such is the case.

Origin of the Chromosome Combination in Gryllotalpa.

There are two possible explanations of the origin of this chromosome group. First, as previously suggested the original condition may have been an unequal pair of idiochromosomes and the odd chromosome may have arisen by the breaking up of the large idiochromosome into two parts. These two parts, instead of acting as a unit as in the Reduviidae and *Thyanta* have lost all traces of connection except that

they both move to the same pole in the first division. This possibility falls in line with STEVEN's suggestion ('06) that the X-element may have arisen by separating from one of the members of an original Y Y pair, except that in this case the original pair was in all probability an X Y pair. The second possibility is that there has never been any connection between the idiochromosome pair and the odd chromosome and that the two have arisen independently of each other.

Sex Production.

If we accept the view that this chromosome complex in *Gryllotalpa* is simply a double X-element and a single Y-element, the case falls in line with what we find in the Rednviidae and *Thyanta*. On the other hand, if we interpret the complex as a pair of idiochromosomes and an odd chromosome we have in the same form two chromosomes each of which has been shown to be correlated with sex production. Does such a condition conflict with the theories of sex production based upon the sex chromosomes? It seems to me this is not necessarily so if we assume the X-chromatin to be seggregated in two chromosomes instead of one as in those forms with an odd chromosome or in those with a single pair of idiochromosomes.

It certainly offers no objection to the quantitative hypothesis of sex production, but WILSON in a recent paper ('11) practically abandons this theory, and I think justly so as the evidence in favor of it is far from convincing. It seems to me, as has been suggested by MENDEL, BATESON and others, that sex must be inherited in the same manner any other character is inherited, and I hardly believe many students of heredity would care to take the stand that the heredity of all characters is a question of the quantity of chromatin. So when we solve the riddle of the heredity of sex, we shall have gone a long way in the solution of the whole problem of heredity.

Arrangement and movement of the chromosomes.

As previously stated, it has been taken for granted that the arrangement of the chromosomes on the spindle is a matter of chance. *Gryllotalpa* gives us the first form, so far as I know, in which we find two chromosomes, apparently independent of each other, moving to the same pole of the spindle. This is certainly no haphazard arrangement and I cannot refrain from suggesting, that since we find law and order in the arrange-

ment and movement of these two chromosomes, may not there also be law and order in the arrangement and movement of all the chromosomes although the microscope does not reveal the fact to us. That is, may not the two components of the bivalent chromosomes which are a result of pairing at synapsis be predestined before they enter the spindle to pass either to the male or female producing pole and hence take up a definite position on the spindle. These two chromosomes (the large idiochromosome and the odd chromosome) are brought into the male by the egg and always pass into the female producing spermatozoon in maturation. This being the case, is it not possible that all the chromosomes which are brought into the male by the egg, pass into the female producing spermatozoon and those brought in by the sperm into the male producing spermatozoon? If such should be the case, the first question which naturally arises is in regard to the transmission of characters from father to daughter and from mother to son. This difficulty is not an insuperable one if chromosomes are complex bodies as present evidence indicates they must be if they are the bearers of the hereditary qualities. In order to find a satisfactory explanation for the transmission of characters under the above suggestion we shall have to refer to the synaptic stage. Unfortunately, we are much in the dark as to what actually occurs at this time. I believe however, it can be safely stated that the majority of evidence is in favor of the view that the maternal and paternal chromosomes in some manner or other pair at this time. Whether or not the components of each pair separate in one of the maturation divisions along the old line of union or whether there is a fusion and an interchange of material, we cannot say from the evidence at hand. However, certain forms of heredity are more easily explained if we assume the chromosome to be made up of smaller units and that we have an interchange of such units at the time of synapsis. This would give us the necessary mechanism for the transmission of any or all characters and according to this scheme we would not necessarily have to assume that the sex character and sex limited characters are localized in the sex chromosomes, if the units which carry such characters are not interchangeable.

Bibliography.

Payne, F. 1909. Some New Types of Chromosome Distribution and their Relation to Sex. Biol. Bull. Vol. XVI. 3 and 4.

—— 1910. The Chromosomes of Acholla multispinosa. Biol. Bull. Vol. XVIII. 4.

—— 1912. 1. A Further Study of the Chromosomes of the Reduviidae. 2. The Nucleolus in the young Oocytes and Origin of the Ova in Gelastocoris. Journ. Morph. In press.

Stevens, N. M. 1905. Studies in Spermatogenesis with especial reference to the "Accessory Chromosome". Carn. Institution. Pub. No. 36.

—— 1906. Studies in Spermatogenesis, II. A comparative Study of the Heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera. Carn. Institution Pub. No. 36.

—— 1908. A Study of the Germ Cells of certain Diptera, with Reference to the Heterochromosomes and the Phenomena of Synapsis. Journ. Exp. Zool. Vol. V.

Wilson, E. B. 1905. Studies on Chromosomes I. The Behavior of the Idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exp. Zool. Vol. II. 3.

—— 1906. Studies on Chromosomes III. The Sexual differences of the Chromosome Groups in Hemiptera, with some Considerations on the Determination and Heredity of Sex. Journ. Exp. Zool. Vol. III.

—— 1909. Recent Researches on the Determination and Heredity of Sex. Science, N. S. Vol. XXIX. p. 732.

—— 1910. The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex. Science Progress. Vol. IV. 6.

—— 1911. A. Studies on Chromosomes VII. A Review of the Chromosomes of Nezara; with some more General Considerations. Journ. Morph. Vol. XXII. 1.

—— 1911. B. The Sex Chromosomes. Archiv für mikr. Anat. Bd. LXXVII.

Idiochromosomen bei Ascaris megalocephala.

Von

Sophia Frolowa.

(Aus dem Zoologischen Institut der Frauenhochschule zu Moskau.)

Mit 1 Textfigur und Tafel XIII—XIV.

I.

In letzter Zeit sind eine Reihe von Arbeiten mit Beschreibungen von Idiochromosomen bei verschiedenen Nematoden erschienen. Bei *Ascaris megalocephala* hat zuerst HERLA im Jahre 1894 ein kleines unpaariges Chromosoma beschrieben: freilich hat er nicht geahnt, daß dieses Idiochromosoma bei der Geschlechtsbestimmung irgendeine Rolle spielen kann. In den meisten Fällen sieht HERLA das kleine Chromosoma für das Fragment eines der Chromosomen an, und nur in zwei Fällen, wo es die Form einer kleinen Schlinge hatte, erklärt er dessen Anwesenheit als eine Erscheinung von Dispermie — ein Spermium war bivalens, das andre univalens.

Auch BOVERI sah nicht selten kleine Chromosomen bei dem Pferdespulwurm und gab die Abbildung solcher (1899, Festschrift f. C. VON KUPFFER). Eine ausführlichere Beschreibung gibt Miss BORING (1909); sie hielt aber auf Grund ihrer Untersuchungen der Eier von *Ascaris megalocephala* es nicht für möglich, zu unterscheiden, ob das kleine Chromosoma ein Fragment, oder ein geschlechtsbestimmendes Chromosoma sei. Als Hypothese nimmt sie aber an, daß das Idiochromosoma vom Spermium hineingetragen wird und männliches Geschlecht bestimmt; das folgt aus der Lage des Idiochromosoma im befruchteten Ei, aus seiner zufälligen Anwesenheit in der Spermatogenese und aus dem vollständigen Fehlen in der Oogenese. BOVERI (1909) hält es für nötig, die Fälle der Fragmentierung von denjenigen, wo das fünfte Chromosoma ein Idiochromosoma vorstellt, zu unterscheiden. So z. B. in einem von Miss BORING beschriebenen Ei, wo das kleine Chromosoma von einem Sper-

mium nicht hatte stammen können (Fig. 8), war es unzweifelhaft das Fragment eines der großen Chromosomen. Wenn in einem Ei sich zwei kleine Chromosomen befinden, so kann das zweite nur durch Fragmentierung entstanden sein.

Bei der Untersuchung einer Art von *Heterakis* des Fasans fanden Boveri und Gulick (1909), daß der Chromatincyklus der Heterakis »genau dem von Wilson (1906) für gewisse Hemipteren nachgewiesenen Cyklus (Typus *Protenor*) entspricht«. Alle reifen Eier besitzen fünf Chromosomen, die eine Hälfte der Spermien — vier, die andre — fünf; bei der Befruchtung durch die ersten werden Männchen erhalten (in den Spermatogonien sind neun Chromosomen enthalten); bei der Befruchtung durch die zweiten Weibchen mit zehn Chromosomen in Oogenese. Im Hinblick auf die nahen genetischen Verhältnisse zwischen *Heterakis* und *Ascaris* zweifelt Boveri nicht mehr, daß auch bei *Ascaris* das kleine Chromosoma die geschlechtsbestimmende Rolle hat. Er schlägt folgende Hypothese vor: in den Oogonien von *Ascaris megalocephala* müssen zwei Idiochromosomen enthalten sein, wobei nach der Reifung die eine im Ei zurückbleibt. Die Spermatogonien enthalten ein Idiochromosoma, daher müssen zwei Spermienarten entstehen. Ein von einem Spermium, welches ein Idiochromosoma enthält, befruchtetes Ei gibt ein Weibchen; ein Spermium ohne Idiochromosoma bestimmt ein Männchen. Die Idiochromosomen haften meistens an den Enden der großen Chromosomen und können nur in den seltenen Fällen beobachtet werden, wenn sie sich losreißen. Boveri gibt die Möglichkeit zu, daß die von ihm (Zellenstudien Hft. 3, 1890, S. 63) in mehreren Fällen beschriebenen zwei kleinen intensiv färbbaren und nachher spurlos verschwindenden Körperchen im Kern der Oocyte I. Ordnung zwei weibliche Idiochromosomen sind.

Boveris Hypothese wurde durch Edwards Arbeit (1910) bestätigt. Er untersuchte 45 Männchen von *Ascaris megalocephala* und fand ein selbständiges Idiochromosoma nur bei dreien; bei andern 42 Individuen war Idiochromosoma, seiner Meinung nach, mit irgendeinem großen Chromosoma vereinigt. Das selbständige unpaarige Idiochromosoma der Spermatogonien ist in den Spermatocyten der I. Ordnung der Länge nach gespalten: in dem ruhenden Kern liegen neben den zwei Tetraden zwei kleine Körperchen. Bei der ersten Teilung der Spermatocyten trennen sie sich. Bei der Teilung der Spermatocyten der II. Ordnung bekommt nur eine Hälfte der Spermatiden ein Idiochromosoma. Beide Hälften des Idiochromosoma können aber auch ungeteilt in eine Spermatocyte II. Ordnung übergehen; dann teilt sie sich bei der zweiten Reifungsteilung.

Bei *Ascaris lumbricoides* hält Edwards für das geschlechtsbestimmende Element eine Gruppe von fünf Idiochromosomen; diese teilen sich bei der zweiten Spermatocytenteilung, und es werden zwei Arten von Spermien, mit 24 und mit 19 Chromosomen, erhalten. Nach der Bildung der Richtungskörper hat das Ei 19 Chromosomen + 5 Idiochromosomen. In Abhängigkeit von der Befruchtung durch diese oder jene Spermienart werden Weibchen (36 Chr. + 5 Idiochr. × 2) oder Männchen (36 Chr. + 5 Idiochr.) erhalten. Diese Zahlen entsprechen den Berechnungen Edwards für die Spermatogonien (43) und denen Bonnevies für die Oogonien (durchschnittlich 48—50).

Gulick (1911) untersuchte drei *Heterakis*-Arten (*H. vesicularis*, *H. dispar*, *H. inflexa*) und zwei *Strongylus*-Arten (*Str. paradoxus* und *Str. tenius*); seine Resultate waren analog denen von Boveri bei *Heterakis* des Fasans und von Edwards bei *Ascaris megalocephala* erhaltenen. In den Oogonien beobachtet man nur ein Chromosoma mehr als in den Spermatogonien. In dem ruhenden Kern der Oogonien sind zwei Chromatinnucleolen enthalten, in dem Spermatogonienkern — einer. Gulicks Ansicht nach könnten es Idiochromosomen sein. Bei *Heterakis dispar* ist in einem starkentfärbten Nucleolus ein gebogenes Idiochromosoma zu sehen. Die Idiochromosomen teilen sich bei der zweiten Spermatocytenteilung, bei *Strongylus tenius* bei der Teilung der Spermatocyten I. Ordnung. Auf diese Weise fehlen Idiochromosomen in der Hälfte der Spermien. Bei der Oogenese bilden die Idiochromosomen eine Tetrade, welche sich bei *Heterakis inflexa* und *Het. dispar* durch ihre Größe auszeichnet, bei *Strongylus tenius* dagegen sehr klein ist. Ebensolche Größenunterschiede der Idiochromosomen beobachtet man auch in der Spermatogenese. Eierfurchung beobachtete Gulick bei *Strongylus paradoxus*; bei den einen Embryonen konnte man in allen Zellen elf Chromosomen gewahren (Männchen), in den andern zwölf (Weibchen).

Schleip (1911) führt die Resultate seiner Untersuchungen der parasitären Weibchen des *Angiostomum nigrovenosum* an. Er fand in den Oogonien zwölf Chromosomen; eines oder zwei lagen oft abseits. Oogonien können sich sowohl in Oocyten als in Spermatocyten entwickeln, im letzteren Falle können zwei Chromosomen, die sich wahrscheinlich schon in den Oogonien von den übrigen unterschieden hatten, die Eigenschaften von Idiochromosomen annehmen. Während zehn Chromosomen sich paarweise verbinden, bleiben die Idiochromosomen getrennt; eine jede teilt sich bei der ersten Spermatocytenteilung. Bei der Teilung der Spermatocyten II. Ordnung trennen sich beide Hälften des Idiochromosoma und bleiben weit hinter den übrigen Chromosomen zurück: die eine

gerät in die Spermatide, die andre aber wird ausgestoßen; dem Autor ist gelungen diese letztere in dem Restkörperchen zu beobachten. SCHLEIP spricht die Vermutung aus, daß die Eier der frei lebenden Weibchen nach der Reifung sechs Chromosomen enthalten müssen, und da die parasitäre Generation ihrer zwölf hat, so müssen die Spermien mit fünf Chromosomen zugrunde gehen.

Die fast zu derselben Zeit veröffentlichten Untersuchungen von BOVERI über die frei lebende Generation von *Rhabditis nigrovenosum* (1911) haben SCHLEIPS Voraussetzungen bestätigt. Die Weibchen haben zwölf, die Männchen elf Chromosomen. BOVERI fand in den Weibchen zwei Spermienarten, mit sechs und mit fünf Chromosomen; er glaubt aber, daß letztere befruchtungsunfähig sind.

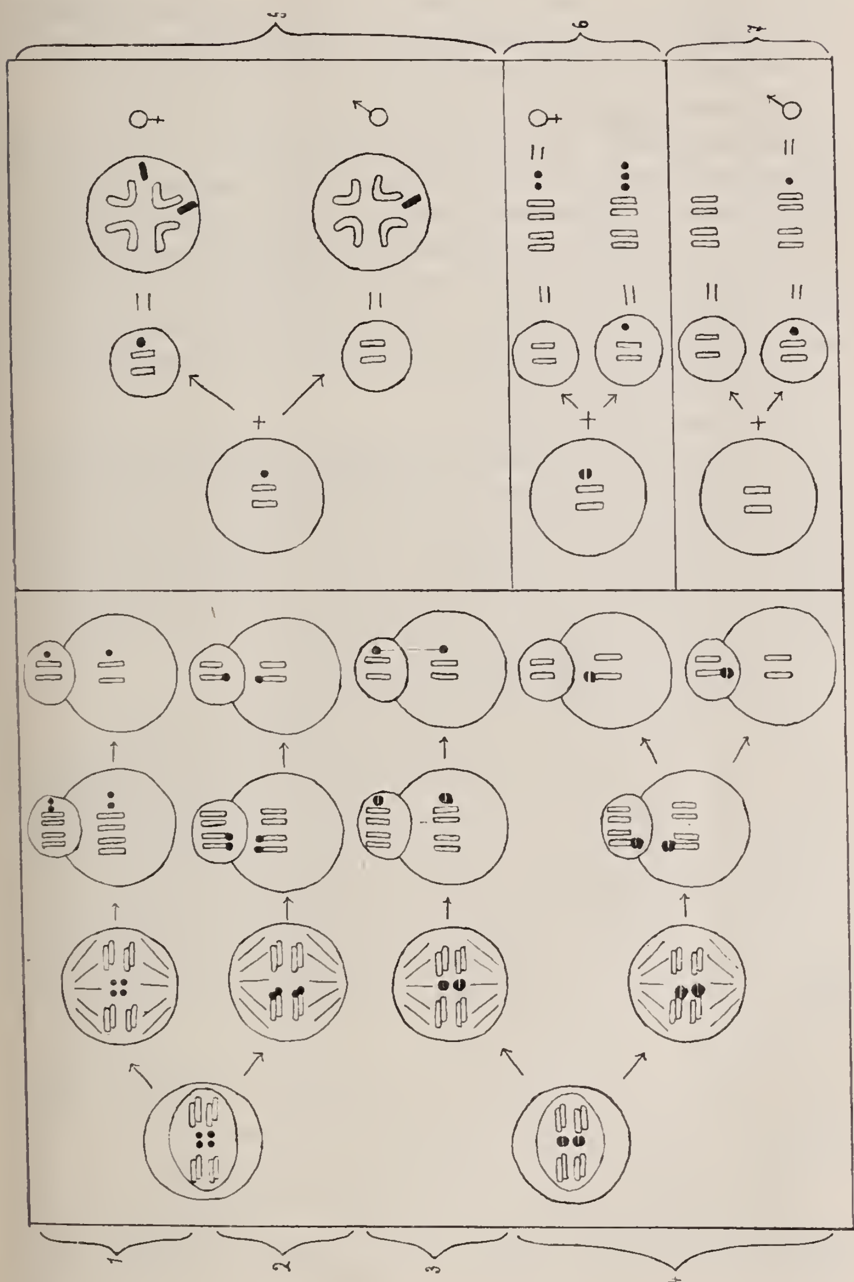
II.

Alle zitierten Arbeiten leiten zu dem Schlusse, daß die Idiochromosomen eine ebenso allgemeine Erscheinung bei den Nematoden wie bei den Insekten sind. Bei der Oogenese von *Ascaris megalocephala* waren Idiochromosomen bisher nicht beschrieben worden; vom theoretischen Standpunkt aber unterliegt ihr Vorhandensein keinem Zweifel. Die Spermatogenese von *Ascaris megalocephala* ist derjenigen von *Heterakis* und *Strongylus* analog; es ist daher zu erwarten, daß sich auch ihre Oogenese nicht wesentlich unterscheidet. Infolgedessen darf, auf Grund der neuesten Arbeiten über die Nematoden, BOVERIS Hypothese, daß Idiochromosomen hier vorhanden sein müssen, für eine sehr wahrscheinliche angesehen werden; wenn man eine weitere Voraussetzung von BOVERI in acht nimmt, nämlich daß in manchen Fällen die kleinen Idiochromosomen mit den großen Chromosomen zusammenfließen, so gewinnt man die Möglichkeit, theoretische Schemata der Oogenese und der Befruchtung bei *Ascaris megalocephala bivalens* zu konstruieren.

Im Kern der Oocyte I. Ordnung liegt vor dem Eindringen des Spermiums neben zwei typischen Tetraden eine kleine Idiochromosomenvierergruppe (Schema 1); sie bleibt auch nach dem Verschwinden der Kernmembran und nach der Bildung der Spindel; bei der Bildung beider Richtungskörper teilt sie sich ebensowie die großen Tetraden. Dies ist das Grundschema. Es sind mehrere Variationen möglich.

1. Die Idiochromosomenvierergruppe heftet sich an die Enden der Chromosomen einer großen Tetrade (Schema 2). In diesem Fall sind die Tetraden von verschiedener Länge. Nach der Bildung des ersten Richtungskörpers bleibt in dem Ei eine große und eine kleine Diade

zurück, nach der Bildung des zweiten — zwei Chromosomen von verschiedener Größe.



2. Es ist möglich, daß die Idiochromosomen gar keine Vierergruppe bilden, oder daß nach dem Verschwinden der Kernmembran die Tetrade sich in eine Diade verwandelt (Schema 3); eines dieser bivalenten Chromosomen bleibt nach der Bildung des ersten Richtungskörpers in dem Ei zurück und teilt sich bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers.

In diesen drei Fällen erhält das Ei außer zwei großen Chromosomen ein Idiochromosoma, das entweder frei liegt oder an einem der großen Chromosomen haftet (Schema 5). Durch Befruchtung mit einem ein Idiochromosoma enthaltenden Spermium entsteht ein Weibchen; bei der Furchung dieser Eier müssen wie auch in den Oogonien zwei Idiochromosomen vorhanden sein. Eier, welche durch Spermien mit zwei Chromosomen befruchtet worden sind, werden nur ein Idiochromosoma enthalten und Männchen hervorbringen; in den Spermatogonien wird nur ein Idiochromosoma beobachtet.

3. In andern Fällen können beide Idiochromosomen sich an die Enden zweier Chromosomen (Schema 4) anschließen und nur zwei Stäbchen der Tetrade werden dann länger als die übrigen sechs. Das eine dieser langen Chromosomen wird im Ei nach der Bildung des ersten Richtungskörpers zurückbleiben. Trennt sich jetzt ein Idiochromosoma ab, so wird es sich teilen (nach Schema 3); bleibt es dagegen angeschlossen, so sind theoretisch zwei weitere Fälle denkbar:

A. das große Chromosoma bleibt im Ei,

B. es scheidet sich in den zweiten Richtungskörper aus.

Im Fall A bleibt im Ei ein bivalentes Idiochromosoma (Schema 6). Wenn die Idiochromosomen nicht als Träger spezieller männlicher oder weiblicher Merkmale erscheinen und bei der Geschlechtsbestimmung nur die Zahl der Chromosomen eine Rolle spielt, so ist es theoretisch möglich, daß durch das Eindringen in das Ei eines Spermiums ohne das Idiochromosoma ein Weibchen entsteht. Dagegen bei der Befruchtung durch ein Spermium mit einem Idiochromosoma sind im Ei drei Idiochromosomen vorhanden; man ist genötigt anzunehmen, daß diese Eier degenerieren.

Im Falle B ist kein Idiochromosoma im Ei (Schema 7) vorhanden. Bei der Befruchtung dieses Eies durch ein Spermium mit einem Idiochromosoma entsteht ein Männchen, durch ein Spermium ohne Idiochromosoma — ein Ei, welches ohne Zweifel degenerieren wird.

Das oben gegebene Schema ist die logische Entwicklung einer heutzutage weitverbreiteten Hypothese über die geschlechtsbestimmende Bedeutung der Idiochromosomen in Anwendung auf die besonderen

Eigentümlichkeiten der Oogenese bei *Ascaris megalocephala.* Beobachtungen werden beweisen, wieweit sich dieses Schema durch Tatsachen bestätigen läßt.

III.

Professor N. K. Koltzoff machte mir den Vorschlag, die Frage vom Vorhandensein von Idiochromosomen bei der Oogenese von *Ascaris megalocephala* zu durchforschen. Er gab mir zugleich die Möglichkeit, in seinem Laboratorium an der Moskauer Frauenhochschule zu arbeiten und stellte mir seine Privatbibliothek zur Verfügung.

Ich spreche dafür meinem hochverehrten Lehrer meinen aufrichtigsten Dank aus, im besonderen aber für sein liebenswürdiges Entgegenkommen bei meiner Arbeit, für seine wertvollen Anweisungen und Ratschläge.

Ascaris megalocephala ist das klassische Objekt für die Erforschung von Eierreifung und Furchung. Im Laufe von 30 Jahren wurden sie von seiten zahlreicher Gelehrten einem sorgfältigen Studium unterzogen; und trotzdem sind die Idiochromosomen bis jetzt noch nicht bei der Oogenese beschrieben worden. Boveri erklärt dies dahin, daß die Idiochromosomen mit den Enden der Chromosomen verschmelzen und sich nur sehr selten abtrennen. Bei der Zulassung von Edwards Erklärung würde es sich nur darum handeln, ein solches Exemplar von *Ascaris megalocephala* aufzufinden, bei welchem infolge individueller Eigentümlichkeiten alle Idiochromosomen frei geblieben sind. Ist es jedoch wahrscheinlich, daß im Laufe von 30 Jahren niemand auf ein solches Exemplar gestoßen ist?

Während meiner Untersuchungen fand ich freie Idiochromosomen fast bei allen Würmern[1]), die ich unter den Händen hatte, obgleich nicht bei allen gleich oft und in den gleichen Stadien. Sollte das heißen, daß das Moskauer Material sich so sehr von dem, in Westeuropa untersuchten unterscheidet? Ich glaube es nicht und halte eine andre Deutung für wahrscheinlicher, nämlich, daß die meisten Forscher typische Bilder zu finden sich bestrebten und an den Abweichungen vorbeigingen[2]). Ich nahm dagegen die Präparate zu dem Zwecke, um Idiochromosomen zu

---

[1]) Von zehn Weibchen *Ascaris megalocephala* fand ich bei zweien kein Idiochromosoma, wobei ich bei ihnen nur die Bildung des ersten Richtungskörpers beobachtete; möglicherweise wäre ich bei genauer Untersuchung aller Stadien zu andern Resultaten gelangt.

[2]) Boveri und Nusbaum fanden in Oogonien neben den Tetraden zwei intensiv färbbare Körperchen; aller Wahrscheinlichkeit nach waren es zwei Idiochromosomen.

finden und wandte meine Aufmerksamkeit hauptsächlich nichttypischen Eiern zu; diese sind aber meist so selten, daß sie unter den gewöhnlichen Eiern verschwinden. Es kam vor, daß ich Präparate fortlegte, ohne Idiochromosomen trotz wiederholter aufmerksamer Prüfung darin gefunden zu haben; bei Wiederaufnahme der Untersuchung aber boten mir gerade diese Präparate die interessantesten Bilder.

Ich untersuchte 13 Uteri von *Ascaris megalocephala bivalens*. Von den von einem Pferde genommenen Spulwürmern wurden bei zweien (A, B) alle Stadien, von den Oocyten vor dem Eindringen des Spermiums an, untersucht, bei vier andern (*D*, *E*, *G*, *I*) beschränkte ich mich auf Präparate einzelner Stadien. Bei dem Individuum *B* wurde die Eifurchung in zwei Blastomere erhalten. Das Material von zwei andern Pferden wurde mir in einem Gefäß zugestellt, so daß ich nicht weiß, ob ich es mit Würmern von einem oder zwei Pferden zu tun gehabt habe. Bei einem Individuum (*O*) habe ich alle Stadien beobachtet, bei den drei andern (*L*, *M* und *N*) nur einige. Die Uteri von drei Würmern (*S*, *R* und *P*) wurden auf feuchtem Löschpapier bei Zimmertemperatur gehalten, um die Furchung der Eier zu erhalten.

Die unmittelbar aus dem Pferdedarm erhaltenen *Ascaris* wurden in physiologische Kochsalzlösung gebracht. Die Geschlechtsorgane wurden 8—16 Stunden in Carnoy-Gemisch (600 Teile abs. Alkohol, 300 T. Chloroform, 100 T. Eisessig) fixiert und nachher in 90% Alkohol gewaschen und aufbewahrt. Ich untersuchte die Eier ausschließlich in 15—20 μ dicken Schnitten und färbte die Präparate mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain und mit Biondi-Ehrlich-Triacidlösung; letztere diente als Kontrollfärbung.

a) Oogenese.

An der Stelle, wo der dünne Eileiter in den Uterus mündet, liegen die unbefruchteten Oocyten. In ihren Kernen gewahrt man außer den typischen Tetraden einen kugelförmigen Nucleolus; am häufigsten liegt er neben einer der Tetraden, seltener abseits, oder zwischen den Tetraden; im letzten Falle ist er verlängert und dient ihnen gleichsam als Band (Fig. 1*a*). Der Nucleolus wird von Eisenhämatoxylin sehr intensiv gefärbt, behält länger die Farbe als Chromosomen und bricht stark das Licht; doch treten diese Eigenschaften scharf nur auf starkentfärbten Präparaten hervor (Fig. 1*b*), auf normal gefärbten ist der Unterschied auf den ersten Blick so gering, daß man den Nucleolus für ein überschüssi-

ges Chromosoma (Fig. 1*a*) ansehen kann. Die Färbung nach Biondi ermöglichte zu konstatieren, daß wir es mit einem Achromatingebilde, einem Plasmosoma (Fig. 12*a*) zu tun hatten. Dieser Nucleolus ist in allen Kernen vorhanden; dessen rosa Farbe hilft ihn sogar dann zu unterscheiden, wenn er unter der Tetrade liegt (Fig. 12*b*). Die soeben beschriebenen Bilder beobachtete ich bei einem Individuum (*B*) (Fig. 12*a*, *b*). Bei drei andern (*A*, *O*, *L*) ist außer dem Nucleolus neben den zwei großen Tetraden fast ohne Ausnahme in allen Zellen noch ein Chromatingebilde vorhanden. Bei der Färbung nach Biondi hat es oft das Aussehen eines grünen Fleckens (Fig. 12*a*), zuweilen aber auch einer Diade oder Tetrade (Fig. 12*b*). Offenbar haben wir ein Idiochromosoma vor uns.

Die Färbung nach Heidenhain gibt deutlichere Konturen, aber in diesem Stadium, wenn die Tetraden sich eben erst gebildet haben, besitzen die Chromosomen überhaupt keine scharfen Umrisse. Zuweilen konnte man zwei Idiochromosomen beobachten (Fig. 1*c*), aber öfter scheint jedes einzelne bivalent (Fig. 1*d*), manchmal ist es eine unzweifelhafte Tetrade (Fig. 1*e*, *f*).

Ein früheres Stadium der Tetradenbildung habe ich nicht beobachtet, daher ist die Frage, ob eine Diade aus der Verschmelzung zweier Elemente einer Tetrade entsteht, oder die Idiochromosomen auch früher nicht gespalten waren, für mich unaufgeklärt geblieben; wahrscheinlicher aber ist wohl das erstere. Gewöhnlich sind die Idiochromosomen mit beiden großen Vierergruppen verbunden (Fig. 1*d*, *e*), seltener mit einer (Fig. 1*c*); ich kann aber nur einen Fall anführen, wo die Idiochromosomentetrade ganz abseits lag (Fig. 1*f*). In andern Fällen ist es unmöglich, von einer Idiochromosomendiade oder -tetrade zu reden: im Kern liegt ein unbestimmtes Chromatingebilde, welches die noch nicht ganz ausgebildeten großen Tetraden verbindet. Wie dem auch sei, bei den erwähnten drei Individuen gewahrte man in diesem Stadium in dieser oder jener Gestalt in den Kernen aller Oocyten Idiochromosomen.

Anders verhält sich die Sache nach dem Eindringen des Spermiums und der Bildung der Richtungsspindel. Von den zehn Würmern wurden nur bei zweien (*O*, *L*) Idiochromosomen ziemlich oft beobachtet; von den acht übrigen fand ich sie nur bei dreien: bei einem (*E*) in einem Fall, bei dem zweiten (*B*) in drei Fällen, bei dem dritten (*A*) in fünf; bei diesem letzten konnte vor dem Verschwinden der Kernmembran fast in jeder Oocyte ein Idiochromosoma beobachtet werden.

Die Idiochromosomen können hier entweder als Tetraden (Fig. 2*c*), oder als Diaden (Fig. 2*d*, 13*a*) vorkommen; zuweilen sind sie mit einer oder mit zwei großen Vierergruppen verbunden. Auf Fig. 13*b* hat man

offenbar eine Diade vor sich, nur ist ein Idiochromosoma mit dem andern bedeckt.

Wenn ein freies Idiochromosoma in diesem Stadium so selten angetroffen wird, so müssen wir, gesetzt, daß wir es für ein beständiges Gebilde halten, annehmen, daß es an die Enden der großen Chromosomen, an zwei oder vier, angeschlossen ist. Im ersten Fall müssen zwei Chromosomen länger als die andern, im zweiten muß die ganze Tetrade länger sein. Den ersten dieser Fälle sah ich nur bei einem Individuum (*A*) (Fig. 2*a*, *b*); der zweite Fall ist gewöhnlicher. Montgomery beschreibt ihn (1908) als die Regel.

Der Unterschied in der Länge der Chromosomen ist leichter zu bemerken bei der Bildung des ersten Richtungskörpers (Fig. 7*b*). Bei dem Individuum *A*, welches zwei sehr lange Chromosomen hat, bleibt das eine im Ei, das andre scheidet sich in den Richtungskörper aus (Fig. 4*d*). Auf Fig. 2*f* sind nur zwei Elemente der Tetrade abgesondert, es ist also ein bivalentes Idiochromosoma, offenbar sind die zwei andern Elemente der Tetrade mit den Enden zweier Chromosomen verbunden, welche infolgedessen merklich länger sind als die andern. Einen Längenunterschied bei den Chromosomen konnte ich in den Fällen nicht bemerken, wenn freie Idiochromosomen vorhanden waren (Fig. 3*b*, 4*a*).

Die Teilung des Idiochromosoma verspätet sich (Fig. 3*a*), wie es auch bei der Spermatogenese der Fall ist (Edwards, 1910). Auch nach der Bildung des ersten Richtungskörpers behält die im Ei zurückgebliebene Diade des Idiochromosoma einen Fortsatz nach (Fig. 4*b*); man sieht deutlich, daß ihre Verbindung mit der Diade, die im Richtungskörper liegt, sich kaum noch gelöst hat. Später zieht dieser Fortsatz sich hinein, und das Idiochromosoma nimmt seine gewöhnliche kugelförmige Gestalt an, doch weist seine Lage am Rande der Spindel immerhin auf eine verspätete Teilung hin (Fig. 4*a*).

Es ist denkbar, daß die Idiochromosomen, die sich langsam zu den Polen hin bewegen, den großen Chromosomen, an deren Enden sie haften, nicht folgen können und sich losreißen. Dies ist vielleicht die Ursache, warum nach der Bildung des ersten Richtungskörpers freie Idiochromosomen öfter angetroffen werden als vordem.

Besonders oft traf ich solche Bilder an, wie auf Fig. 4*a* und Fig. 14 abgebildet sind; der bivalente Charakter des Idiochromosoma ist hier gar nicht zu bemerken, zuweilen ist er etwas angedeutet (Fig. 4*b*), und nur in zwei Fällen sah ich eine typische Vierergruppe (Fig. 3*b*, 4*c*). Das vierte Element der Idiochromosomentetrade auf Fig. 4*c* ist viel kleiner als die übrigen, so daß der Zweifel aufsteigen kann, ob es auch wirklich

ein Idiochromosoma ist; doch liegt dieses Element ganz an der Oberfläche und konnte sich stärker entfärbt haben, oder es konnte auch ein Teil davon mit dem Rasiermesser abgetragen worden sein. In der zweiten Richtungsspindel beobachtete ich in einem Falle zwei Idiochromosomen. d. h. eine Diade (Fig. 5*a*); in dem Richtungskörper fehlte aber die andre Diade: sie war augenscheinlich mit den Enden zweier besonders langen Chromosomen verbunden[1]).

Die Teilung des Idiochromosoma verspätet sich auch bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers, in einigen Fällen mehr (Fig. 6*a*) als in andern (Fig. 6*b*, 7).

Auf den meisten meiner Präparate ist, wo es an einem freien Idiochromosoma fehlt, eine Diade größer als die andre (Fig. 5*b*) und enthalten sowohl der zweite Richtungskörper (Fig. 8*b*), als auch der weibliche Pronucleus (Fig. 16*a*) Chromosomen verschiedener Länge. In den meisten Fällen ist die Anheftungsstelle des Idiochromosomas nicht sichtbar, doch genügt es, einen Blick auf Fig. 8 zu werfen, um am Außenende des linken Chromosoma ein mit ihm nicht ganz zusammengeflossenes Idiochromosoma zu gewahren.

Wenn das Idiochromosoma getrennt liegt, so ist in der Länge der Chromosomen kein Unterschied, sowohl in dem Richtungskörper als in dem Pronucleus (Fig. 15, 16*a*) bemerkbar.

In dem Falle, wenn ein bivalentes Idiochromosoma nur an ein Chromosoma angeschlossen ist, wie beim Wurm *A* (Fig. 5*c*), muß es sich losreißen und teilen, damit seine Chromatinmenge auf die Hälfte reduziert werde. Dies liegt natürlich vollkommen im Bereich der Möglichkeit (Fig. 7). Aber es ist auch möglich, daß das Idiochromosoma angeschlossen bleibt, und in diesem Fall muß es sich entweder in den Richtungskörper ausscheiden oder im Ei bleiben. Was geschieht nun in der Wirklichkeit? Leider besitze ich keine solchen in dieser Beziehung einwandfreien Präparate und bin genötigt die Frage offen zu lassen.

Im typischen Falle ist außer den zwei gleichgroßen Chromosomen noch ein univalentes Idiochromosoma zurückgeblieben, welches entweder freiliegend oder mit dem Ende eines der Chromosomen verbunden ist. Rundumher bildet sich die Kernmembran. Obgleich der weibliche Pronucleus neben dem männlichen liegt, sind beide nicht zu verwechseln, da der Beruhigungsprozeß des männlichen Pronucleus viel früher beginnt

[1]) In der Wirklichkeit ist der Längenunterschied der Chromosomen im Richtungskörper nicht so bedeutend, wie auf der Abbildung; aber die Chromosomen der linken Diade waren stark gebogen und erschienen daher auf der Abbildung kürzer, als sie in der Tat sind.

und zu der Zeit, wenn man im männlichen schon keine einzelnen Chromosomen unterscheiden kann, sie im weiblichen Pronucleus noch ganz deutlich zu sehen sind (Fig. 8*a*).

Im weiblichen Pronucleus sieht man außer den zwei langen Chromosomen noch einen kleinen kugelförmigen Körper (Fig. 8*a*). Bei der Färbung nach Heidenhain ist es unmöglich zu unterscheiden, ob es ein Nucleolus oder ein Idiochromosoma ist. Einen großen Dienst leistete mir die Färbung nach Biondi. In allen Fällen, wo die zweite Reifungsteilung eben erst beendet war, um die Chromosomen herum Vacuolen entstanden waren, aber die Kernmembran sich noch nicht hatte bilden können, fand ich ein grünes Idiochromosoma und keinen rosagefärbten Nucleolus (Fig. 15). Nachdem aber die Kernmembran entstanden ist, findet man dieses in allen weiblichen Pronucleolen (Fig. 16*a*). Natürlich kommt es vor, daß man gleichzeitig einen Nucleolus und ein Idiochromosoma beobachten kann (Fig. 16*b*), doch sind mir solche Bilder selten zu Gesicht gekommen; die Chromosomen sind in diesen Fällen von gleicher Länge. Am häufigsten dagegen fehlt ein Idiochromosoma, aber sowohl im Kern als in dem zweiten Richtungskörper ist ein Chromosoma länger als das andre (Fig. 16*a*).

b) Chromosomen des Spermienkerns und des männlichen Pronucleus.

Edwards führte seine Beschreibung der Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala* bis zur Teilung der Spermatocyten II. Ordnung. Die eine Hälfte der Spermatiden hat ein Idiochromosoma, die andre nicht.

Die Verwandlung der Spermatiden in Spermien findet schon in den Geschlechtsorganen des Weibchens statt. An der Stelle der Einmündung des Eileiters in den Uterus findet man eine Menge vollkommen ausgebildeter Spermien.

Die Chromosomen des Spermienkernes sind selten ganz aneinandergeschlossen; wie Boveri (1888, Zellenstudien, Hft. II) und Montgomery (1908) gezeigt haben, besteht der Kern aus zwei Hälften, d. h. "the Chromosomes apparently maintain their identity even though they are more or less closely opposed" (Montgomery 1908, S. 68). In einigen Fällen scheinen beide Hälften gleich groß zu sein, in andern ist die eine größer als die andre. Sehr oft ist man genötigt, von zwei kugelförmigen Chromosomen zu reden, da diese voneinander ganz abgesondert sind; zuweilen sind sie gleich groß (Fig. 9*a*), manchmal ist eines größer als das andre (Fig. 9*b*). In einigen Fällen liegt neben den gleichgroßen Chromosomen noch ein kleines drittes, — natürlich ist dies ein Idiochromosoma (9*c*, 17*a*).

Dieses braucht nur mit einem großen Chromosoma zu verschmelzen, und dann erhalten wir den erwähnten Größenunterschied.

Sobald das Spermium in das Ei eingedrungen ist, dehnen sich die Chromosomen aus, und nur das Idiochromosoma bleibt kugelrund (Fig. 17*b*). Das Spermium verliert seine typische Form (Fig. 9*d*); dessen Chromosomen liegen im Centrum des Eies, von einer großen Menge Mitochondrien umgeben. Ich fand nicht immer den Größenunterschied, auf welchen Montgomery hinweist (1908); sehr oft sind die Chromosomen gleich groß, und in diesem Falle sah ich häufig, aber nicht immer, ein Idiochromosoma (Fig. 9*e*). Bei der Biondi-Färbung hat es zuweilen eine etwas hellere Nuance (Fig. 14); dieser schwache Unterschied in der Färbung wird zuweilen auch bei dem Idiochromosoma des Eies beobachtet.

c) Erste Furchungsteilung.

Bei der Eierfurchung war es ganz natürlich zu erwarten, daß die Äquatorialplatten teils ein, teils zwei Idiochromosomen enthalten werden. Sind die Idiochromosomen an die Enden von Chromosomen geschlossen, so muß entweder eins oder müssen zwei davon länger sein, als die andern. Es ist nicht zu leugnen, das es in diesem Stadium, wenn die Chromosomen sehr stark gebogen sind, schwerer ist, deren Länge zu beurteilen, als in der Oogenese. In einigen Fällen schien es mir, daß ich den erwarteten Unterschied konstatieren konnte: ich brauchte nur von einem oder zwei Chromosomen die Länge eines Idiochromosoma abzuziehen, um vier gleichlange Schlingen zu erhalten; zuweilen traf ich aber neben zwei sehr großen Chromosomen zwei sehr kleine an, oder von vier Chromosomen war eines viel kleiner als die übrigen. Ich glaube, daß diese Variationen sich durch die bedeutende Kontraktilität der Chromosomen erklären ließen (Fig. 11*a*, *b*, *c*, *d*).

Ich will mich bei der Eifurchung nur zweier Würmer (*B* und *R*) aufhalten, da ich bei ihnen eine große Menge in Furchung begriffener Eier beobachtet habe; zwei andre untersuchte ich weniger sorgfältig; bei dem einen fand ich einige Äquatorialplatten mit einem Idiochromosoma, bei dem andern wurde kein Idiochromosoma beobachtet.

Bei dem Wurm *B* fand ich eine große Menge Mitosen, wo außer den vier Chromosomen noch ein kurzes Stäbchen — ein Idiochromosoma angetroffen wurde. Am häufigsten sieht es so aus, wie auf Fig. 11*a* dargestellt ist; doch ist es zuweilen viel kleiner, oder auch größer. Mittels des Okularmikrometers maß ich dessen Größe in 43 Eiern, die ich ohne zu wählen, wie sie sich mir boten, nahm. Dieselbe schwankt zwischen

0,1—0,7 μ. In 22 Fällen war die Länge unter 0,3 μ, in sechs Eiern zwischen 0,3 und 0,4 μ, in drei etwas über 0,4 μ, in sieben Fällen 0,55 μ und übertraf nur in fünf Fällen 0,6 μ. Ich glaube, daß in den Fällen, wenn das kleine Chromosoma sehr groß ist, dasselbe durch Abbrechen entstanden sein dürfte. Läßt man aber diese wenigen Fälle beiseite, so sind die Schwankungen in den Dimensionen der Idiochromosomen immerhin sehr bedeutend.

Man muß jedoch in Betracht ziehen, daß die Länge und in Abhängigkeit davon auch die Dicke der großen Chromosomen in den Eiern dieses Wurmes auch sehr veränderlich ist. Neben dünnen und langen Chromosomen (Fig. 11*a*) begegnen wir zuweilen so dicken und kurzen wie beim Wurm *R* in Fig. 11*b*, *c*, *d*. Nach einem Vergleich der Chromosomen in diesen Abbildungen werden auch die Größenunterschiede bei den Idiochromosomen verständlich.

In einer sehr großen Anzahl von Eiern dieses Wurmes beobachtete ich nur je ein Idiochromosoma und nicht in einem einzigen zwei. Boveri und Miss Boring sahen in seltenen Fällen zwei Idiochromosomen; Edwartds gewahrte bei der Furchung der Eier von *Ascaris megalocephala univalens* immer nur eins. Offenbar trennt sich ein Idiochromosoma viel öfter ab als beide zugleich.

In den Eiern des andern Wurms *R* sind die Chromosomen dicker und kürzer als bei dem Wurm *B*. Selbstverständlich können auch die Idiochromosomen das Aussehen langer Stäbchen wie auf Fig. 11*a* haben. Ich habe ein kleines fünftes Chromosoma in 25 Fällen beobachtet und nur in einem Fall war es lang gestreckt; gewöhnlich übertraf seine Länge nur etwa anderthalbmal seine Breite (Fig. 11*b*, *c*). Diese Form ist so charakteristisch, daß, als ich in sieben Fällen im Ei zwei Stäbchen sah, ich nicht zweifeln konnte, daß ich zwei Idiochromosomen vor mir hatte. Auf Fig. 11*d* ist das eine etwas mehr gestreckt als das andre; größere Volumschwankungen habe ich niemals gefunden. Angesichts dieser charakteristischen Form des Idiochromosomas zweifle ich nicht, daß die zwei auf Fig. 10 abseits liegenden Stäbchen zwei Idiochromosomen sind.

Auch hier scheint sich öfters nur ein Idiochromosoma abzutrennen. Unter 55 der im Monasterstadium von mir durchgesehenen Eier, hatten 23 nur je vier große Chromosomen, sieben hatten je zwei Idiochromosomen, 15 je eines; bei zehn Eiern sah ich deutlich ein Idiochromosoma, aber die Chromosomen lagen so, daß ich nicht mit Sicherheit behaupten kann, daß dort kein zweites war. Natürlich kann man auch in dem Fall, wenn nur ein Chromosoma deutlich zu sehen ist, nicht sagen, daß ein solches

Ei ein Männchen geben wird; es ist bei weitem nicht ausgeschlossen, daß das zweite Idiochromosoma mit dem Ende einer der Chromosomen verbunden ist; auf Fig. 11*b* kann z. B. das verdickte Ende eines Chromosoma für ein angeschlossenes Idiochromosoma angesehen werden.

Edwards beschreibt bei der Teilung der Spermatogonien das Vorhandensein eines Idiochromosoma; bei der Oogonienteilung müssen ihrer zwei sein. Allein die Chromosomen liegen in den Oogonien so eng beieinander, daß es mir trotz der großen Anzahl der von mir durchgesehenen Präparate nicht gelungen ist, deren Zahl zu bestimmen.

IV.

Meine Beobachtungen bestätigen die im theoretischen Schema von mir angezeigten Voraussetzungen; ich kann sie in einigen Worten zusammenfassen.

Ascaris megalocephala entspricht vollkommen dem Wilsonschen Typus »*Protenor*«. Zwei sehr kleine Idiochromosomen, wie bei *Strongylus tenius.* bilden in den Oocyten kurz vor dem Eindringen des Spermiums eine Tetrade, oder eine Diade, wobei jedes Element letzterer bivalent ist.

Das eine Idiochromosoma scheidet sich in den ersten Richtungskörper aus, das andre bleibt im Ei; ihr bivalenter Charakter ist oft gar nicht wahrzunehmen; zuweilen sieht man deutlich zwei Diaden.

Das im Ei zurückgebliebene Idiochromosoma teilt sich bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers. Sowohl die erste, als die zweite Teilung der Idiochromosomen tritt später ein, als diejenige der großen Chromosomen.

Gesonderte Idiochromosomen werden in der Oogenese sehr selten angetroffen; es ist anzunehmen, daß sie gewöhnlich mit den Enden der Chromosomen verbunden sind. Deswegen ist entweder die ganze Tetrade oder bloß zwei ihrer Elemente verlängert.

Meiner Ansicht nach ist der morphologische Unterschied der Chromosomen bei *Ascaris megalocephala*, auf welchen Montgomery (1908) hinwies, nicht vorhanden; der Längenunterschied entsteht ausschließlich durch die Anschließung von Idiochromosomen an die Enden derselben.

Unter den Spermien haben die einen zwei gleichgroße Chromosomen, die andern noch ein freies Idiochromosoma, oder ihr Idiochromosoma kann mit einem der großen Chromosomen zusammenfließen. Ich habe

die einen und die andern Spermien nicht gezählt, doch darf, auf Grund von EDWARDS' Beschreibung der Spermatogenese, eine gleiche Anzahl beider angenommen werden.

Alle gereiften Eier haben außer zwei großen Chromosomen ein Idiochromosoma, doch gelang es mir nur selten, es gesondert zu sehen; häufiger hat der weibliche Pronucleus zwei Chromosomen von verschiedener Länge.

In Abhängigkeit von dem Typus des eingedrungenen Spermiums sind in den befruchteten Eiern ein oder zwei Idiochromosomen vorhanden. Bei der Furchung der Eier wurden zwei Idiochromosomen ziemlich selten, eins recht oft beobachtet.

Sich auf Miss BORINGS Beobachtungen (1909) stützend, dürfte man annehmen, daß ein vom Spermium eingetragenes Idiochromosoma häufiger abreißt, als ein zu dem Ei gehöriges. Es ist aber auch vollkommen möglich, daß das eine oder das andre abreißt, und daß zwei Idiochromosomen nur deshalb selten beobachtet werden, weil die Wahrscheinlichkeit gleichzeitiger Abtrennung eine zweimal geringere ist.

Die Eier mit einem Idiochromosoma sind die künftigen Männchen, diejenigen mit zwei. — die künftigen Weibchen.

Den 11. April 1912.

Literatur.

HERLA. 1894. Etude des variations de la mitose chez l'Ascaride Megalocéphale. Arch. de Biologie. T. XIII.

BOVERI, TH. 1899. Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift f. C. VON KUPFFER.

MONTGOMERY, TH. 1908. On the Morphological Difference of the chromosomes of Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellf. Bd. II.

BORING, A. 1909. A small chromosome in Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellf. Bd. IV.

BOVERI, TH. 1909. Über »Geschlechtschromosomen« bei Nematoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.

EDWARDS, CH. L. 1910. The Idiochromosomes in Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellf. Bd. V.

GULICK, AD. 1911. Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden nebst Bemerkungen über die Bedeutung dieser Chromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. VI.

SCHLEIP, W. 1911. Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehung zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung. Arch. f. Zellf. Bd. VII.

BOVERI, TH. 1911. Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtung an Rhabditis nigrovenosa. Verh. der Phys.-med. Gesellsch. zu Würzb. N. F. Bd. XLI.

Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen 1—11 sind mit Winkels Fluorit-System Immersion 1,8 mm, Apert. 1,35, Comp. Oc. 6, Tubuslänge 14 cm (Vergrößerung etwa 1750) mit dem Abbeschen Zeichenapparat auf der Objekttischhöhe entworfen.

Färbung: Eisenhämatoxylin.

Die Abbildungen 12—17 sind mit Winkels Fluorit-System Immersion 1,8 mm, Apert. 1,35, Comp. Oc. 4, Tubuslänge 17 cm (Vergrößerung etwa 1560) mit dem Abbeschen Zeichenapparat auf der Tischhöhe entworfen.

Färbung: Biondi-Lösung.

Allgemeine Bezeichnungen.

id = Idiochromosoma;
glk = Glanzkörper;
km = Kernmembran;
nl = Nucleolus;
$ov^{I}.kn$ = Kern der Oocyte I. Ordnung;
$ov^{II}.kn$ = Kern der Oocyte II. Ordnung;
rk^{I} = erster Richtungskörper;
rk^{II} = zweiter Richtungskörper;
t = Tetrade;
♂ = Spermium und der männliche Pronucleus;
♀ = der weibliche Kern.

Tafel XIII.

Fig. 1. Oocyte I. Ordnung kurz vor dem Eindringen des Spermiums; der Kern hat seine Membran bewahrt. *b*, *c*, *d*, *e*, *f* — nur die Kerne sind abgebildet.

a. (Wurm *B*). Der Achromatinnucleolus liegt zwischen zwei Tetraden.

b. (Wurm *B*). Der Nucleolus hebt sich scharf von den entfärbten Tetraden ab.

c. (Wurm *O*). Zwei Idiochromosomen sind an eine der Tetraden angeschlossen.

d. (Wurm *O*). Es sind Anzeichen von dem bivalenten Charakter der Idiochromosomen vorhanden.

e. (Wurm *A*). Zwischen zwei Tetraden liegen zwei Idiochromosomen, beide deutlich gespalten.

f. (Wurm *A*). Die Idiochromosomentetrade liegt abseits.

Fig. 2. Oocyte I. Ordnung nach dem Eindringen des Spermiums und der Bildung der ersten Richtungsspindel; *b* — nur die Tetraden; *c*, *d*, *e*, *f* — nur die Richtungsspindel abgebildet.

a. (Wurm *A*). Zwei Chromosomen der linken Tetrade sind viel länger als die übrigen; an dem einen Ende (mit × bezeichnet) sind sie stark verdickt, was auf die Möglichkeit der Anschließung von Idiochromosomen hinweist.

b. (Wurm *A*). Die Chromosomen der Tetraden und die Tetraden selbst wurden beim Zeichnen stark auseinandergerückt. An die Enden zweier Chromosomen der rechten Tetrade (mit × bezeichnet) haben sich wahrscheinlich Idiochromosomen angeschlossen.

c. (Wurm *O*). Neben der rechten Tetrade befindet sich die Vierergruppe eines Idiochromosoma.

d. (Wurm *A*). *e.* (Wurm *O*). Die Idiochromosomen haben das Aussehen einer Diade.

f. (Wurm *A*). Die Diade eines Idiochromosoma liegt gesondert; außerdem sind zwei Chromosomen der rechten Tetrade länger als die andern.

Fig. 3. Bildung des ersten Richtungskörpers.

a. (Wurm *A*). Die Teilung des Idiochromosoma hat sich verspätet.

b. (Wurm *B*). Die Spindel hat sich auf dem Präparat nicht konserviert; die Chromosomen trennen sich; das vierte Element der Tetrade des Idiochromosoma ist viel kleiner als die drei andern; wahrscheinlich hat es sich mehr als die übrigen entfärbt, da es in der oberen Fläche liegt; vielleicht ist auch ein Teil davon mit dem Rasiermesser abgeschnitten. Ein anormaler Fall von Eindringen des Spermiums, nachdem die faserige Membran sich schon gebildet hat.

Fig. 4. Die Bildung des ersten Richtungskörpers ist soeben beendet.

a. (Wurm *B*). Beide Idiochromosomen haben eine kugelförmige Gestalt.

b. (Wurm *B*). Das im Ei zurückgebliebene Idiochromosoma hat den Fortsatz bewahrt; das Idiochromosoma im Richtungskörper scheint bivalent.

c. (Wurm *A*). Von zwei großen Chromosomen einer der Tetraden hat sich das eine in den Richtungskörper ausgeschieden, das andre ist im Ei geblieben.

Fig. 5. Die Richtungsspindel einer Oocyte II. Ordnung.

a. (Wurm *B*). Die Diade des Idiochromosoma hat das Aussehen zweier kugelförmiger Körper. Im ersten Richtungskörper sind die Chromosomen der rechten Diade länger als diejenigen der linken.

b. (Wurm *O*). Die Chromosomen beider Diaden sind von ungleicher Größe.

c. (Wurm *A*). Das eine der Chromosomen ist länger als die drei andern.

Fig. 6. Die Bildung des zweiten Richtungskörpers.

a. (Wurm *J*). Die Teilung des Idiochromosoma hat sich verspätet. Das Idiochromosoma im ersten Richtungskörper ist ebenso gestaltet wie das Chromosoma im Ei.

b. (Wurm *B*). Die Teilung des Idiochromosoma hat sich weniger verspätet als auf vorhergehender Figur; beide Hälften desselben haben je einen Fortsatz.

Fig. 7. (Wurm *A*). Die Bildung des zweiten Richtungskörpers ist beinahe beendet. Neben den großen Chromosomen liegen kugelförmige Idiochromosomen.

Fig. 8. Beide Richtungskörper sind gebildet.

a. (Wurm *G*). Im weiblichen Pronucleus ist ein Nucleolus erschienen. Ruhezustand des männlichen Kernes, einzelne Chromosomen können nicht mehr unterschieden werden. Ein pathalogischer Fall der Bildung des ersten Richtungskörpers.

b. (Wurm *B*). Zwei Chromosomen des ersten Richtungskörpers und eines des zweiten sind länger als die übrigen.

c. (Wurm *A*). Der zweite Richtungskörper; das Idiochromosoma ist mit dem linken Chromosoma nicht ganz verschmolzen.

Fig. 9. Spermien *a*, *b*, *c* vor dem Eindringen ins Ei, *d* — im Ei, *e* — im Centrum des Eies.

a. (Wurm *O*). Beide Chromosomen sind gleichgroß.

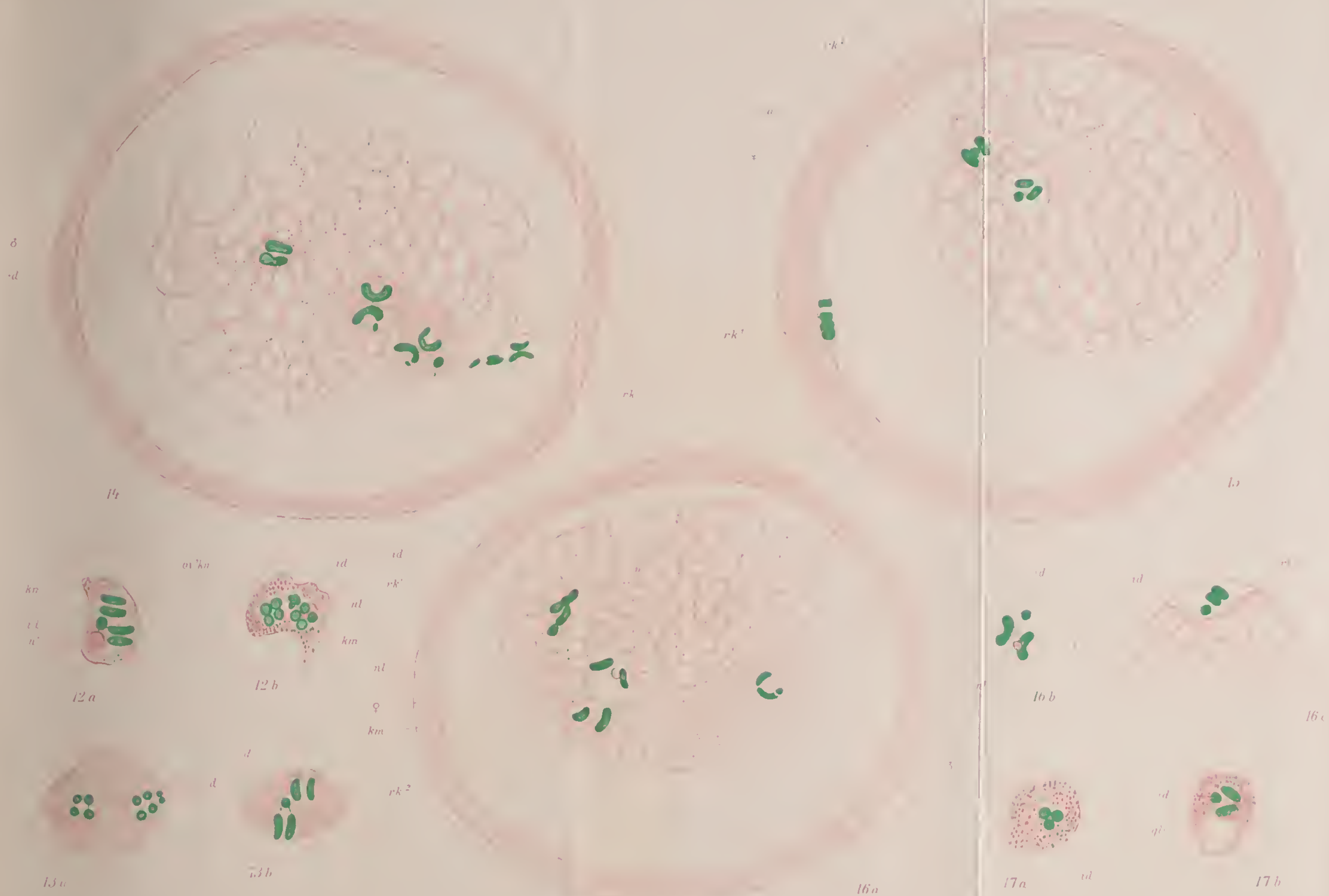
b. (Wurm *O*). Chromosomen von ungleicher Größe.

c. (Wurm *O*). Neben zwei gleichgroßen Chromosomen ein Idiochromosoma.

d. (Wurm *O*). *e.* (Wurm *A*). Gesonderte Idiochromosomen. Die großen Chromosomen sind von gleicher Größe.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig



Wilhelm Engelmann, Leipzig

Fig. 10. (Wurm *R*). Die Pronucleolenmembran verschwindet und die Spindel bildet sich; einzelne Chromosomen lassen sich nicht unterscheiden; abseits zwei Idiochromosomen.

Fig. 11. Äquatorialplatten der ersten Furchungsteilung.

a. (Wurm *B*). Die Chromosomen sind stark gestreckt.

b, c, e. (Wurm *R*). Kurze und dicke Chromosomen.

a, b und *c.* Ein Idiochromosoma ist vorhanden; das Ende eines der großen Chromosomen auf *b* (mit × bezeichnet) kann für ein angeschlossenes Idiochromosoma gehalten werden.

d. Zwei Idiochromosomen sind vorhanden.

Tafel XIV.

Alle Präparate wurden nach Biondi gefärbt.

Fig. 12. Kerne einer Oocyte I. Ordnung.

a. (Wurm *O*). Neben zwei großen Tetraden ein rosagefärbter Nucleolus und ein Idiochromosoma in Gestalt eines grünen Fleckens.

b. (Wurm *O*). Eine Idiochromosomentetrade; der Nucleolus liegt unter der rechten großen Tetrade.

Fig. 13. Richtungsspindel einer Oocyte I. Ordnung.

a. (Wurm *O*). Die rechte Tetrade ist mit zwei Idiochromosomen verbunden.

b. (Wurm *B*). Ein Idiochromosoma ist sichtbar; das andre liegt wahrscheinlich unter ihm und ist unsichtbar.

Fig. 14. (Wurm *B*). Die Bildung des ersten Richtungskörpers ist beendet. In der Oocyte sind zwei kleine grüne Körper; wahrscheinlich wurden sie künstlich mit dem Rasiermesser von den großen Chromosomen abgetrennt.

Fig. 15. (Wurm *J*). Ein reifes Ei. Um das Chromosoma herum hat sich eine Vacuole gebildet, aber die Kernmembran ist noch nicht entstanden. Ein Idiochromosoma sowohl im weiblichen Kern als im zweiten Richtungskörper; die großen Chromosomen sind von gleicher Länge.

Fig. 16. *a.* (Wurm *J*). Im weiblichen Pronucleus ist ein Nucleolus erschienen. Die Chromosomen des weiblichen Pronucleus und des zweiten Richtungskörpers sind von gleicher Länge.

b. (Wurm *O*). Ein weiblicher Pronucleus. Man gewahrt ein gesondertes Idiochromosoma; beide großen Chromosomen sind gleichlang.

c. (Wurm *B*). Zweiter Richtungskörper. Das Idiochromosoma ist gesondert, die Chromosomen sind gleichlang.

Fig. 17. Spermien.

a. (Wurm *O*). Ein in ein Ei nicht eingedrungenes Spermium mit drei kugelförmigen Chromosomen; eines davon ist ein Idiochromosoma.

b. (Wurm *O*). Ein soeben erst in ein Ei eingedrungenes Spermium. Nur das Idiochromosoma hat die kugelförmige Gestalt behalten; die großen Chromosomen sind von gleicher Größe.

Die Kerne in den Speicheldrüsen der Chironomus-Larve.

Von

Friedrich Alverdes.

(Aus dem Zoologischen Institut Marburg.)

Mit Tafel XV—XVI.

Inhalt.

I. Einleitung.

Als es sich nach der Aufstellung der Protoplasmatheorie immer deutlicher zeigte, daß der Zellkern, den man anfangs für ein einfaches Bläschen gehalten hatte, ein recht kompliziert gebautes Gebilde ist, welches im Leben der Zelle eine bedeutsame Rolle spielt, da begannen zahlreiche Zellforscher, ihn in den Geweben der verschiedensten Tierformen zu studieren. Diese Untersuchungen lehrten eine reiche Fülle der mannigfachsten Strukturen kennen. Eine der auffallendsten fand Balbiani (1881) in den Geweben der *Chironomus*-Larve. Am schönsten erscheint sie in den Speicheldrüsen, weil hier die einzelnen Zellen und mit ihnen die Kerne eine verhältnismäßig bedeutende Größe erreichen, und hier war es, wo sie dem erwähnten Untersucher zuerst auffiel.

Aus der Entdeckung Balbianis sollte in der Folgezeit der *Chironomus*-Larve eine gewisse Berühmtheit bei den Histologen erwachsen, denn zunächst wußte man den bei ihr vorhandenen Kernstrukturen nichts Gleichartiges an die Seite zu setzen, und auch, nachdem es sich herausgestellt hatte, daß die gleichen oder ganz ähnliche Bildungen sich auch bei andern Tieren, insbesondere bei Arthropoden, antreffen lassen, so fand sich doch kein Objekt, an dem man dieselben mit der gleichen Deutlichkeit und Schärfe hätte beobachten können. Es widmete sich daher nach und nach eine größere Anzahl von Untersuchern ihrem Studium. Die Ergebnisse dieser Forschungen widersprechen sich in vielen wesentlichen Punkten, nicht nur was die Deutung der verschiedenen Kernelemente anlangt, sondern auch in betreff des rein morphologischen Aufbaues dieses Fadens. Es erschien mir daher erwünscht, eine nochmalige Untersuchung dieses Objektes vorzunehmen.

Die Speicheldrüsen der Larve sind in der Zweizahl vorhanden; man sieht sie bereits am sehr durchsichtigen lebenden Individuum im ersten, zweiten und dritten Körpersegment dorsal vom Darme liegen. Trennt man durch einen Schnitt den Kopf des Tieres vom Rumpfe, so quellen die Drüsen meist ohne weiteres mit einem Teil des Vorderdarmes heraus; andernfalls kann man durch leichten Druck auf die nachfolgenden Segmente und durch Hervorziehen des Darmes ihr Freiwerden bewirken. Sie sind lappig gebaute flache Gebilde von großer Durchsichtigkeit; bei ausgewachsenen Tieren sind sie im allgemeinen etwa 1,5 mm lang und 0,7 mm breit; doch gibt es Arten, bei denen sie 2,5 mm lang und über 1 mm breit werden.

Untersucht man sie unter dem Mikroskop, so erkennt man sogleich die sehr großen sezernierenden Zellen und in ihnen die Kerne. Jede Drüse ist nur aus einer beschränkten Anzahl großer Zellen zusammengesetzt; man findet Arten, in deren Drüsen etwa 25, und solche, bei denen bis zu 50 Zellen vorhanden sind. Diese Zellen liegen alle in einer Ebene, wenigstens, wenn die Drüse ausgebreitet auf dem Objektträger sich befindet und nicht, wie im Tiere, zusammengefaltet ist.

Die Drüse gliedert sich in drei lappenförmige Abschnitte, von denen der eine oralwärts, die zwei andern analwärts im Tiere gelagert sind (Fig. 1). Jeder dieser Lappen besteht aus zwei Reihen nebeneinander gelegener Zellen, welche einen zwischen ihnen entlang laufenden Kanal umschließen. Derselbe entsendet nach rechts und nach links kurze Gänge zwischen die einzelnen Zellen, deren jeder sich vor seinem Ende in zwei kurze blindsackartige Fortsätze gabelt. Die drei Hauptgänge vereinigen sich in der Mitte der Drüse zu einem gemeinsamen Sammelbecken.

Das letztere wird an den Seiten begrenzt von den großen sezernierenden Zellen, oben und unten jedoch von einem flachen Epithel mit kleinen Kernen, welche man unter Umständen erst bei stärkerer Vergrößerung deutlich erkennt. Dasselbe dient nicht der Secretion. Hier setzt der Ausführungsgang an.

Es findet sich in der Literatur die Angabe, die Speicheldrüse der *Chironomus*-Larve sei ein hohler Beutel, dessen Wandung vom Drüsenepithel gebildet werde. Die Zellen dieses Epithels sollen die Eigentümlichkeit besitzen, daß sie nur mit ihren breiten, plattenartigen Basalteilen aneinanderstoßen, während der eigentliche Zellkörper mit dem Kern im Innern keulenartig in das Drüsenlumen hineinrage. Diese Angabe konnte ich nicht bestätigen. Zwar ist in der Drüse ein weiter Sammelraum vorhanden, der aber in der Hauptsache nicht von secernierenden Zellen gebildet wird. An diesen schließt sich erst der eigentliche flache Drüsenkörper an, welcher, wie ich schon anfangs hervorhob, aus einer einzigen Schicht nebeneinander liegender Zellen besteht, zwischen denen Hohlräume und Gänge das Secret fortleiten. Verursacht wurde der Irrtum durch Totalpräparate der ganzen Drüse. Hier sieht man die Zellen, eine neben der andern sitzend, den Rand des flachen Gebildes umsäumen. Die Secretkanäle zu beiden Seiten einer jeden können dann den Eindruck hervorrufen, daß sie nur der optische Querschnitt eines die Zelle allseitig umgebenden freien Raumes wären. Die Wand der Drüse müßte in diesem Falle von den stark verbreiterten Basalflächen der Zellen gebildet werden.

Ohne weiteres kann man sich von der Unrichtigkeit dieser Auffassung an Schnittpräparaten überzeugen. Niemals sieht man an Längs- und Querschnitten ein Hineinragen des Zelleibes in das Drüsenlumen; vielmehr erscheint die Drüse stets als von einer einzigen Zellenschicht gebildete flache Scheibe, die von einer Anzahl Secretkanäle durchsetzt wird. Flachschnitte sind geeignet, dieselbe Täuschung hervorzurufen wie das Totalpräparat, denn hier sieht man wieder die intercellulären Secretgänge in ihrem ganzen wagerechten Verlauf, während für eine Beurteilung ihrer Ausdehnung in den andern Ebenen jeder Anhalt fehlt, so daß man wieder an das Vorhandensein eines großen Secretraumes denken könnte, in den die einzelnen Zellen hineinragen.

II. Literaturüberblick.

Die Kerne der secretorisch tätigen Zellen können nach Balbiani (1881) bei ausgewachsenen Larven einen Durchmesser von 0,10 mm erreichen. Das, was zunächst in ihrem Innern auffällt, sind zwei große,

unregelmäßig gebaute Nucleolen, deren Durchmesser 40 μ betragen kann. Dieselben enthalten zunächst eine Anzahl Vacuolen, welche unter Umständen miteinander verschmelzen. Außer den Nucleolen bemerkt man im Kernlumen einen eigentümlichen, vielfach gewundenen und verschlungenen, drehrunden Faden, welcher in seinem ganzen Verlaufe eine deutliche Querstreifung aufweist. Er ist im großen und ganzen überall gleich breit, von kurzen Strecken abgesehen, wo er sich ein wenig verdickt oder ein wenig verjüngt. Bei älteren Larven kann seine Breite 15 μ erreichen. An jedem seiner beiden Enden ist ein Nucleolus befestigt. Kurz vor den Ansatzstellen derselben zeigt der Faden eine ringförmige Anschwellung. Am lebenden Objekt ist dieser Ring blaß und zeigt keinerlei Strukturierung; am fixierten Präparat tritt er jedoch sehr deutlich hervor und erscheint dann fein granuliert.

So ist das Bild, wie es Balbiani als das typische bezeichnet und wie es in die meisten Lehrbücher übergegangen ist: der Kern enthält einen einzigen zusammenhängenden Faden, welcher jederseits in einen Nucleolus endet. Balbiani fand jedoch in andern Zellen, zumal bei älteren Tieren, auch ein andres Verhalten. So kann der Faden in mehrere kürzere oder längere Teile zerstückelt sein; einige der Bruchstücke heften sich dann mit dem einen ihrer freien Enden oder mit beiden an der Kernmembran an. Zwei kurze Fadenteile tragen in diesem Falle je einen Nucleolus und einen Ring. Eine weitere Komplizierung besteht darin, daß der Faden sich an einer Stelle in zwei Arme gabeln kann, welche eine Strecke weit nebeneinander herlaufen, um sich dann wieder zu einem einzigen Faden zu vereinigen. Weiter beschreibt Balbiani, daß nicht in allen Zellen zwei Nucleolen anzutreffen sind, vielmehr können nach ihm die beiden Kernkörperchen zu einem einzigen verschmelzen, so daß dann die beiden Enden des Kernfadens zusammen in einen einzigen Nucleolus einmünden. Im Falle, daß in den betreffenden Zellen kein einheitlicher Kernfaden vorhanden ist, hängen zwei kurze, mit je einem Ring versehene Fadenstücke an dem einen Nucleolus. Bilder, wo zwei Nucleolen durch eine schmale Substanzbrücke miteinander verbunden sind, deutete Balbiani als Beginn dieser Verschmelzung. Wie sich durch die Untersuchungen von Erhard (1910) später herausstellte, handelt es sich hier nicht um die Verschmelzung von zwei ursprünglich vorhandenen Nucleolen, sondern vielmehr um die Teilung eines einzigen Nucleolus, wie er anfänglich in den Kernen der jungen Larve vorhanden ist, in zwei gleichgroße Kernkörperchen. Die Richtigkeit dieser Angabe konnte ich durch meine Beobachtungen bestätigen; an geeigneter Stelle werde ich hierauf zurückkommen.

Besonderes Interesse verdient der feinere Aufbau des Kernfadens. Es zeigt, wie bereits erwähnt, in seinem ganzen Verlaufe eine deutliche Querstreifung. Diese wird nach Balbiani dadurch hervorgerufen, daß der Faden sich aufbaut aus einer ununterbrochenen Folge miteinander abwechselnder Scheiben zweier verschiedener Substanzen: einer dunkel erscheinenden und einer hellen. Die erstere ist nach ihm von mehr fester Konsistenz, während die letztere eine Flüssigkeit darstellt.

Die dunklen Scheiben erscheinen als feine parallele Linien, welche sich nirgends erweitern oder verschmälern und die auch im Vergleich zueinander von annähernd der gleichen Breite sind. Einige wenige, wie man sie in jedem Präparate findet, machen hiervon eine Ausnahme. Sie sind dicker als die übrigen und sollen durch Verschmelzung mehrerer schmaler Scheiben entstanden sein.

Die hellen Scheiben sind nicht so regelmäßig gebaut wie die dunklen; besonders fällt dies auf bei einer Biegung des Fadens, wo sie, der Krümmung entsprechend, an der konvexen Seite breit und an der konkaven Seite schmal sind, während die dunklen Scheiben überall gleich breit bleiben. Es soll sich hierdurch besonders die flüssige und die feste Natur der Bauelemente des Fadens erweisen. Den Zusammenhalt dieses komplizierten Gebildes soll, wie Balbiani angibt, eine Membran vermitteln, welche den Faden wie ein Rohr umschließt. Doch ist er, wie er selbst angibt, seiner Sache nicht ganz gewiß.

Über die Art, wie der Kernfaden mit dem Nucleolus in Verbindung tritt, konnte Balbiani nicht völlig ins klare kommen. Bei einer Anzahl von Präparaten sah er, wie der Faden im Innern des Kernkörperchens mit lappenförmigen Erweiterungen endet. Bei andern Nucleolen, welche aus lauter einzelnen Kügelchen zusammengesetzt waren, verzweigte sich das Fadenende in einzelne Äste.

Die Reaktionen, welche Balbiani an den Kernen ausführte, interessieren uns nur insofern, als er durch dieselben feststellte, daß die dunklen Scheiben des Fadens das Chromatin repräsentieren, während die hellen Partien die Zwischensubstanz darstellen. Mit Methylgrün färbten sich die Scheiben des Kernfadens, während Ringe und Nucleolus ungefärbt blieben. Umgekehrt war das Verhalten bei Carmin und Hämatoxylin. So konnte Balbini sehr hübsche Doppelfärbungen erzielen.

Den beschriebenen Aufbau weisen nun nicht nur die Kerne der Speicheldrüsenzellen auf, sondern auch, wenngleich viel weniger klar und deutlich, die Kerne sämtlicher übrigen Gewebe der *Chironomus*-Larve: Die Kerne der Darmzellen, der Malpighischen Gefäße, der Hypodermis, der Muskeln usw.

Später, im Jahre 1890, fand Balbiani ganz analoge Bildungen im Kern von *Loxophyllum meleagris*, eine Entdeckung, welche, soweit ich aus der Literatur ersehen konnte, vollständig in Vergessenheit geraten ist.

Der Makronucleus dieses Infusors erscheint perlschnurartig. In jedem Abschnitt desselben findet sich ein regelmäßig quergestreifter Kernfaden, welcher in größeren Kernen in mehrere Abschnitte zerfallen sein kann, ganz ähnlich wie bei *Chironomus*. Die Querstreifung wird auch hier hervorgerufen durch abwechselnde Scheiben von chromatischer und von Zwischensubstanz. Nucleolus und Ringe sind nicht vorhanden. Wenn eines der Segmente dieses Kernes sich teilt, was nicht allzu selten geschieht, so schnürt sich dasselbe quer durch. In diesem Falle wird der Kernfaden oder werden die Teilstücke eines solchen an dem Punkte, welcher sich gerade an der Stelle der Durchschnürung befindet, quer durchgetrennt. Dabei geschieht es, daß sehr kurze Fadenstücke, welche sich nicht in der Nähe der Teilungsstelle befinden, der einen oder der andern Kernhälfte zufallen, ohne einer Querteilung zu unterliegen. Hieraus erhellt, daß diese Teilung in einer recht einfachen, ich möchte sagen, rohen Weise vor sich geht.

Ungefähr gleichzeitig mit Balbiani untersuchte Leydig (1883) die Kerne in den Speicheldrüsenzellen der *Chironomus*-Larve. Er gelangte zu einer ganz andern Auffassung vom Aufbau des Fadens. Nach ihm »beschränkt sich die Querstreifung auf die Peripherie des Fadencylinders, ohne aber bloße Faltung oder Leistenbildung zu sein.« Er beschreibt die dunklen Querstreifen als leicht gekerbt und »zusammengesetzt aus einzelnen kleinen Stückchen, vergleichbar den Elementen einer Muskelscheibe«, wie denn überhaupt der Faden infolge seiner auffälligen Querstreifung lebhaft an Muskelsubstanz erinnere.

»Die feinen Abteilungslinien der die dunklen Querstreifen bildenden Stückchen erstrecken sich ferner durch die helle Zwischenzone, so daß dadurch auch eine Art von zartesten Längslinien zum Ausdruck kommen kann.« Wie sich die Ansicht von der Zusammensetzung der dunklen Querstreifen aus einzelnen Stückchen und die Längsstreifung der hellen Zone mit den Balbianischen Befunden vereinigen läßt, werde ich später zeigen.

Am Rande des Fadens brachte Leydig »da und dort äußerst zarte und blasse Anheftungsfäden in Sicht, welche nach der Umgrenzung des Kernes hinziehen. An ganz frischen und sauber behandelten Objekten wird man meist vergeblich nach diesen Seitenstrahlen spähen; für gewöhnlich treten sie erst hervor, wenn sich ihre Lichtbrechungsverhältnisse

geändert haben.« Leydig fand in den Kernen meist nur einen Nucleolus, oft von schüsselförmiger Gestalt, in andern Fällen »rundlich, eckig bis ins Lappige. Das letztere führt zur Ablösung von Stücken, wodurch sich die Zahl der Nucleoli vermehrt.« Das Innere des Nucleolus erscheint von einem oder mehreren Hohlräumen durchsetzt, welche strahlig gefächert sein können. Diese Hohlräume sind die Vacuolen Balbianis. Die Fächerung ist wahrscheinlich so zu erklären, daß eine Anzahl von Vacuolen bei der Untersuchung gerade in der Verschmelzung begriffen war.

Leydig macht darauf aufmerksam, daß zunächst, wenn man die Speicheldrüsen frisch herauspräpariert hat und lebend untersucht, in den Kernen nichts enthalten zu sein scheint als der Nucleolus, und daß erst nach und nach, zumal bei Zusatz von Reagentien, die Kernfäden auftauchen. Er wirft daher die Frage auf, ob der Kernfaden nicht etwa ein Kunstprodukt sei. Doch entscheidet er sich dahin, »daß die fraglichen Gebilde, bevor sie dem Auge sichtbar werden, schon dagewesen sind, und nur jetzt sich abheben, weil die Lichtbrechungsverhältnisse sich geändert haben«.

Auch Leydig sah Kernfäden nicht nur in den Speicheldrüsen der *Chironomus*-Larven, sondern auch in den übrigen Geweben; ferner beschreibt er sie, wenn auch als viel weniger deutlich, aus den Speicheldrüsen zweier andrer Dipterenlarven, deren Artzugehörigkeit er nicht näher ermitteln konnte. Und ganz ähnliche Bildungen fand er auch in den Kernen der Eierstockseier der Larve von *Libellula puella*.

Carnoy (1884) beschrieb das Vorhandensein eines quergestreiften Kernfadens für eine große Anzahl von Arthropoden. Er ist der Ansicht, daß in jeglichem tierischen und pflanzlichen Kern Chromatin und Plastin zu einem einzigen großen Faden vereinigt sind. Diesen Faden dachte er sich als einen Hohlcylinder, dessen Wand aus Plastin besteht und der von einem mit Kernsaft erfüllten Centralkanal durchsetzt wird. Auf der Innenseite des Cylinders dachte er sich das Chromatin angeordnet, und zwar zumeist als homogener Wandbelag den Centralkanal umkleidend. In andern Fällen, besonders bei Arthropoden, sollten bestimmte Stellen des Cylinders die Masse der Nucleinkörnchen auf sich vereinigen, während andre, dazwischen gelegene Abschnitte des Plastins frei von Chromatin blieben. Auf diese Weise würde das Abwechseln von nucleinhaltigen und von freien Plastinabschnitten in der Aufsicht den Eindruck einer Querstreifung durch breitere oder schmälere Linien hervorrufen.

Ich kann hier auf die Carnoysche Lehre nur insoweit eingehen, als sie sich mit den quergestreiften Kernfäden beschäftigt. Auch nach ihm

soll sich die Querstreifung auf die Peripherie des Fadencylinders beschränken; auch er sah, daß sich die dunklen Streifen aus einzelnen Stückchen und Körnchen aufbauen. Ebenso bemerkte er feine Längslinien in den hellen Teilen des Fadens; sie erklärte er für feine Faltungen des Plastinmantels.

Neben diesen Bildern, wo die Querstreifung unzweifelhaft durch aufeinanderfolgende Ringe hervorgerufen sein soll, fand Carnoy in manchen Zellkernen von Insekten und Monokotyledonen ein ganz andres Verhalten. An Kernfäden, welche aus dem Kern herauspräpariert und ein wenig in die Länge gezogen waren, konnte er ebenso unzweifelhaft feststellen, daß hier das Nuclein im Innern des Plastinmantels korkzieherartig zu einer Spirale angeordnet lag. Durch stärkeren Druck konnte er diese Spirale zu einem langen geraden Faden ausziehen. Wie diese beiden Beobachtungen miteinander in Verbindung zu bringen seien, wußte Carnoy nicht anzugeben; er war geneigt, die Spirale als ein Kunstprodukt aufzufassen. Jedoch verweist er auf eine Arbeit von Baranetzky (1880), welcher in den Pollenmutterzellen von *Tradescantia* Strukturen gefunden hatte, die sich mit den soeben geschilderten vergleichen lassen. Baranetzky fand, daß bei den angeführten Pflanzen der Knäuelfaden in dem sich zur Teilung anschickenden Kern eine regelmäßige Querstreifung zeigt, hervorgerufen durch abwechselnde helle und dunkle Streifen, ganz ähnlich, wie es Balbiani in den Speicheldrüsen der *Chironomus*-Larve in so ausgesprochener Weise antraf. Wie dort, so sind bei den Kernfäden der *Tradescantia* die dunklen Streifen überall von der gleichen Dicke, während die hellen Linien ganz verschieden dick sein können, was sich besonders an den Krümmungsstellen des Fadens zeigt, wo die ersteren nach der konvexen Seite radienartig auseinandergehen, während die hellen Streifen innen schmal sind und sich nach außen hin verbreitern.

Genauere Untersuchung der Kernfäden zeigte Baranetzky bei stärkerer Vergrößerung, daß ihre Konturlinien nicht glatt, sondern »wellenförmig oder wie unterbrochen« erscheinen. Das kommt nach ihm daher, daß jeder dunkle Streifen nach außen einen leistenförmigen Vorsprung mit abgerundeter scharfer Konturlinie bildet, während die einspringende Umrißlinie der weichen Zwischensubstanz sehr zart ist. »Ohne weitere Präparation mußten die sichtbaren Streifen als dünne Scheibchen von verschieden dichter Substanz aufgefaßt werden«. Baranetzky glaubt, daß es ihm gelungen ist, zu entscheiden, daß der Bau der dunklen Partien ein ganz andrer ist. Werden die Kernfäden durch leise Bewegungen des Deckglases gezerrt, so erhielt er in günstigen Fällen »Prä-

parate, welche die Gestalt der dichten Partien in überraschender Weise klarlegen. Die weiche Substanz der Kernfäden wird dabei leicht zerrissen und zerstört, die dichte Substanz bleibt aber erhalten, und zwar stellt sie jetzt eine kontinuierliche, glatte, homogene, in Art einer Drahtfeder spiralig gewundene Faser dar. Die Spirale kann in verschiedenem Grade ausgezogen erscheinen. Bei langgezogenen Spiralen sind alle Umläufe der Spiralfaser genau zu verfolgen; anderseits findet man Kernfadenstücke, wo der noch unverletzte Teil in eine ausgezogene Spirale übergeht, wobei jeder Zweifel über den Ursprung der Spirale aufgehoben werden muß. Die losgewickelte Spiralfaser besitzt ganz dieselbe Dicke wie die ursprünglich sichtbaren dichten Querstreifen und scheint dabei nicht eine Lamelle, sondern eben einen runden Faden darzustellen«. Dieser Auffassung von BARANETZKY, daß die Kernfäden in den Pollenmutterzellen von *Tradescantia* sich aufbauen aus einer Spirale von härterer Substanz, welche sich um eine aus weicher Substanz bestehenden Achse herumwindet, widersprach STRASBURGER (1882 und 1884) auf das allerentschiedenste. Er trat dafür ein, daß der Faden sich zusammensetze aus aufeinanderfolgenden Scheiben, wie BALBIANI dies für *Chironomus* beschrieben hatte. Außer bei *Tradescantia* wies er diese Struktur bei *Fritillaria* und *Galanthus* nach.

Später untersuchte NEMEC (1899) den feineren Aufbau der Chromosomen bei *Allium* und kam hier zu denselben Ergebnissen wie STRASBURGER bei *Tradescantia*; er fand, daß bei ihnen »deutlich eine Zusammensetzung aus Chromatinscheiben und achromatischer Verbindungssubstanz zu erkennen« ist. MERRIMAN (1904) läßt diese Chromosomen sich aufbauen aus einer "succession of rings", eine Auffassung, die der LEYDIGS vom Kernfaden bei *Chironomus* durchaus entspricht.

Wir sehen also in der Botanik wie in der Zoologie nebeneinander zwei ganz verschiedene Ansichten über die Natur des Kernfadens; einige Autoren machen für die Querstreifung eine Spirale verantwortlich, während andre das Vorhandensein einer solchen entschieden in Abrede stellen. Eine von den bisher geäußerten ganz abweichende Ansicht über den Aufbau des Kernfadens in den Speicheldrüsenzellen der *Chironomus*-Larve sprach KORSCHELT (1884) aus. Nach ihm beruht die Querstreifung des Kernfadens auf einer Faltung seiner Oberfläche; eine Zusammensetzung aus verschiedenen Schichten ist nach ihm nicht vorhanden. Hierfür macht er insbesondere die folgenden Gründe geltend: »Bei sehr starker Vergrößerung erkennt man, daß der Rand der querstreifigen Bänder gekerbt ist und daß also die Oberfläche derselben mit Erhöhungen und Vertiefungen versehen sein muß. Beim Heben und Senken des Tubus

ergibt sich sofort, daß die Streifen, die anfangs hell erschienen, darauf dunkel werden und umgekehrt. Natürlich, denn stellt man auf eine Erhöhung ein, so erscheint diese hell und die Vertiefung dunkel; senkt man nun den Tubus, so wird jetzt die Vertiefung hell und die Erhöhung dunkel«.

Übte KORSCHELT auf das Präparat einen Druck mit dem Deckglase aus, so wurden dadurch die Zellen und die Kerne gesprengt und die Kernfäden herausgepreßt. Unter diesen fanden sich solche, die noch zum Teil im Kerne lagen, »wo sie deutlich in ihrer Gestaltung erhalten sind, während ihr nach außen gelegener Abschnitt sich als homogene Masse darstellt und seine Form insofern verändert hat, als er sich nach außen zu verjüngt und in einen feinen Faden ausläuft.« Wenn nun die Kernfäden aus einzelnen Scheiben zusammengesetzt sind, so wäre ein solches direktes Ausziehen in einen Faden unmöglich. Die von BARANETZKY beobachtete Spirale sucht KORSCHELT auf die folgende Weise zu erklären: »Es scheint mir garnicht unwahrscheinlich, daß die ausgezogene sogenannte Spirale auf ähnliche Weise zustande gekommen ist, wie dies von mir bei *Chironomus* beschrieben wurde, und daß BARANETZKYS Bilder dann so zu erklären wären, daß die Querstreifung bis zu dem sich verjüngenden Teil vorhanden wäre und von dort an fehlte«.

Als die gewöhnlichste Form der Verbindung von Nucleolus und Kernfaden fand KORSCHELT die, daß sich der Kernkörper verjüngt und in das Band fortsetzt, oder aber es tritt, falls der Nucleolus ausgehöhlt ist, das Ende des Kernfadens in die Höhlung ein, heftet sich nun aber nicht direkt an der konkaven Seite des Kernkörpers an, sondern durchsetzt dessen Masse und bildet nach seiner konvexen Seite eine knopfartige Erhöhung. Die Frage, ob die Kernfaden in den lebenden Zellen bereits vorhanden sind, »oder ob sie erst später entstehen und dann gar bloße durch das Absterben hervorgerufene Gerinnungsprodukte des Protoplasmas darstellen«, läßt KORSCHELT unentschieden.

FLEMMING (1882 und 1892), welcher ebenfalls die *Chironomus*-Larve auf ihre Kernstrukturen hin untersuchte, ist geneigt, den Kernfaden als bereits in der lebenden Zelle präexistierend anzunehmen; er macht darauf aufmerksam, daß man wohl nicht daran denken könne, »daß so eigentümliche Gebilde immer in gleicher Form und mit Anfügung an die Kernkörper als bloße Gerinnungen auf Grund des Todes oder der Reagentienwirkung auftreten sollten«.

Eine sichere Entscheidung dieser Frage wurde aber erst später durch VAN HERWERDEN herbeigeführt.

Nach den Untersuchungen von BALBIANI, CARNOY, FLEMMING und KORSCHELT verstrich eine lange Zeit, ohne daß eine Arbeit erschienen

wäre, welche etwas wesentlich Neues über unser Thema gebracht hätte; teils wurden die Ergebnisse von BALBIANI bestätigt (HENNEGUY 1896), teils wurde das Vorkommen von Kernfäden bei andern Insekten beschrieben (VAN GEHUCHTEN 1889). Erst VAN HERWERDEN (1910) lenkte von neuem die Aufmerksamkeit auf die Struktur des Kernfadens der *Chironomus*-Larve. Diese Untersucherin behauptete, die Querstreifung des Fadens werde durch eine Spirale hervorgerufen, welche sich um eine im Innern befindliche Achse herumwinde. Sie nahm Bezug auf die Untersuchungen von BARANETZKY an *Tradescantia*, dessen Ergebnisse sie bei *Chironomus* in vollem Umfange bestätigen zu können glaubte. In der Spirale, welche sich leicht färben ließ, sieht sie das Chromatin des Kernes, während sie die schwer färbbare Achse als das Achromatin deutet. »In mehr oder weniger unregelmäßiger Weise windet sich der runde Spiralfaden dem Innenkörper entlang, und wenn — wie es bisweilen bei der Fixation passiert — diese innere Substanz schwindet, tritt dieser Faden um so deutlicher hervor, weil man jetzt auch in demselben optischen Durchschnitt, wo der obere Teil der Windung liegt, den unteren bemerkt, wo sie nicht mehr von der Zwischensubstanz verdeckt wird.« Auf den zuletzt aufgeführten Punkt werde ich genauer bei Besprechung meiner Ergebnisse zurückkommen.

Den Angaben der früheren Autoren über die Verbindung des Nucleolus mit dem Kernfaden reiht VAN HERWERDEN eine weitere Beobachtung an; es kann der Kernfaden den Kernkörper durchbohren und auf der andern Seite noch eine Strecke weit sich fortsetzen, um sich dann mit dem Ende an der Kernmembran festzuheften. Auch darüber, ob der Kernfaden bereits in der lebenden Zelle vorhanden ist, stellte sie Untersuchungen an. Es gelang ihr bei besonders durchsichtigen Individuen festzustellen, daß schon in den Drüsen der lebenden, unverletzten Larve Kernfäden sind; wenn dieselben hier auch schwächer sichtbar sind als in der herauspräparierten Drüse, so sind sie doch hinreichend deutlich, um mit Sicherheit erkannt zu werden. Die Angaben der früheren Autoren erklärt sie auf folgende Weise: »Es stellte sich heraus, daß jedesmal, wenn eine Larve nicht genügend vom anhängenden Wasser befreit war, so daß nach dem Auspräparieren der Drüsen und Zerquetschen der Larve zur Blutentnahme das Blut vom anwesenden Wasser verdünnt war, die Struktur des Fadens undeutlich wurde oder verschwand, und erst nach anfangender Verdunstung wieder hervortreten konnte.«

Im Kernsaft erscheint nach der Fixation eine vorher nicht sichtbare körnige Substanz, »die öfters feine Fädchen erkennen läßt.«

Ungefähr gleichzeitig mit VAN HERWERDEN beschäftigte sich ER-

hard (1911) mit demselben Objekt. Er gelangte zu einer ganz andern Auffassung vom Aufbau des Kernfadens. Er leugnet das Vorhandensein eines Wechsels von stärker und schwächer färbbaren Scheiben. Nach ihm erweisen sich alle Scheiben als völlig gleichartig.

O. Hertwig sagt, daß der Kernfaden »im gefärbten Präparate eine regelmäßige Aufeinanderfolge tingierter und nicht tingierter Scheiben erkennen läßt«. Bei den Erhardschen Versuchen, »sowohl mit einfachen wie mit Doppelfärbungen, färbten sich die Scheiben jedesmal völlig gleichmäßig.« Er glaubt, »daß die freien Zwischenräume zwischen je zwei gefärbten Scheiben einen Wechsel von gefärbten und ungefärbten vortäuschen. Zwischen je zwei Scheibenrändern besteht nämlich eine Lücke. Wie die Scheiben eigentlich miteinander verbunden sind, ob sie im Centrum ihres Radius vielleicht zusammenhängen, konnte nicht entschieden werden«.

Den Nucleolus läßt Erhard sich aufbauen aus längsovalen Beeren, die in zwei Lagen, einer äußeren und einer inneren, angeordnet sind. Derselbe sitzt einem aus dem Kernfaden hervorgehenden Stiele auf, der sich mehrfach verästelt. An der Stelle, wo er sich verzweigt, sollen ihn etwa zehn isoliert liegende Kügelchen umlagern. Die Ringe fand Erhard zusammengesetzt aus kreisrunden Kügelchen, welche anscheinend in drei Reihen nebeneinander angeordnet sind. Außerdem fand Erhard im Kernlumen die auch von van Herwerden beobachtete körnige Substanz, welche er als ein Maschenwerk dicht aneinandergereihter Chromatinkügelchen bezeichnet.

In betreff der Deutung der verschiedenen Teile dieses Kernes äußerte Erhard eine von der der früheren Autoren ganz abweichende Ansicht. Balbiani hatte in den dunklen Querlinien des Kernfadens das Chromatin der Speicheldrüsenkerne gesehen und die Kernkörperchen für echte Nucleolen gehalten. Diese Deutung war in der Folgezeit allgemein angenommen worden. So verglich Wilson den Kernfaden mit dem Knäuel der in der Prophase befindlichen Kerne und nannte die betreffenden Kerne: «permanent spiremnuclei». Erhard glaubt demgegenüber, da sich in seinen Präparaten der Faden mit Methylgrün, die Kernkörperchen, die Ringe und das Maschenwerk der Kernchromiolen mit Boraxcarmin färbten, daß, wenigstens auf einem gewissen Entwicklungsstadium, die letztgenannten Kernbestandteile echtes Chromatin darstellen, während die Nucleolarsubstanz in dem Kernfaden festgelegt sei.

Die Erhardsche Arbeit war die zuletzt erschienene, als ich meine Untersuchungen aufnahm. Aus dem hier von mir gegebenen Literaturüberblick dürfte hervorgehen, daß in betreff der Natur des Kernfadens

in den Speicheldrüsenzellen der *Chironomus*-Larve noch manche ungeklärte Frage vorliegt, und somit schien sich eine nochmalige Bearbeitung dieses Objektes sehr wohl zu verlohnen.

Die Anregung hierzu wurde mir durch Herrn Prof. Dr. E. Korschelt zuteil, dem ich auch an dieser Stelle für das stets gleichbleibende, gütige Interesse, das er am Fortgange meiner Arbeit nahm, meinen besten Dank aussprechen möchte. Auch Herrn Prof. Dr. C. Tönniges und Herrn Dr. W. Harms bin ich für manchen guten Rat zu vielem Dank verpflichtet.

Als ich mit meinen Untersuchungen bereits begonnen hatte, erschienen noch zwei weitere Veröffentlichungen über das vorliegende Thema. Zunächst eine Arbeit von van Herwerden (1911), in welcher sie die Erhardsche Publikation einer Kritik unterzieht. Sie wendet sich gegen seine Auffassung von der Natur der Kernkörperchen und weist an der Hand mikrochemischer Reaktionen nach, »daß die Substanz des Kernfadens in seinen Eigenschaften Reagentien gegenüber dem entspricht, was seit längerer Zeit als charakteristisch für das Chromatin betrachtet wird. Was den Nucleolus betrifft, so können wir nach den Versuchen nur schließen, daß die mikrochemischen Reaktionen nicht auf die Anwesenheit von Chromatin in diesem Körper hinweisen«.

Ihre früheren Behauptungen über den Aufbau des Kernfadens aus einer Spirale schränkt sie hier insofern ein, als sie anerkennt, daß Kernfäden vorkommen können, die unzweifelhaft aus separaten Scheiben bestehen. Sie hat zusammen mit Bolsius (1911) ihre eignen und die Präparate dieses Forschers durchgesehen, und beide haben sich überzeugt, wie sie übereinstimmend bekunden, daß in den van Herwerdenschen Präparaten der Kernfaden eine Spirale zeigt, während er in denen von Bolsius aus Scheiben zusammengesetzt ist.

Als Grund für diese Differenz nehmen sie an, daß die untersuchten Tiere zwei verschiedenen Species angehören, was sie aus der Anzahl und Größe der Zellen in den Speicheldrüsen erschließen. Über den feineren Aufbau des Fadens berichten sie, daß sowohl die Spirale als auch die chromatischen Scheiben aus einzelnen feinen Körnchen zusammengesetzt sind.

III. Material und Methoden.

Chironomidenlarven kann man sich zu jeder Zeit sehr leicht verschaffen. Fast in jedem Tümpel findet man im Sommer unter faulenden Blättern die charakteristischen roten Larven, und auch in der kalten Jahreszeit trifft man an Stellen, die einem vom Sommer her als besonders

reich bevölkert bekannt sind, überwinternde Tiere stets in genügender Anzahl. So bietet die Materialbeschaffung keinerlei Schwierigkeit.

Ganz junge, eben ausgeschlüpfte Individuen wird man sich in größerer Menge wohl kaum durch Suchen im Schlamm verschaffen können; viel einfacher ist es, die abgelegten Eipakete der Tiere einzutragen, ein jedes für sich in einem besonderen Glase unterzubringen und dann das Ausschlüpfen der jungen Larven abzuwarten. Auf diese Weise hat man die Sicherheit, daß die Individuen eines Zuchtaquariums alle derselben Art zugehören, was bei Aufstellung einer Entwicklungsreihe von Wichtigkeit ist. Ein Eipaket enthält stets mehrere hundert Eier. Man findet dieselben von März bis Oktober an Holzteilen, welche frei im Wasser herumschwimmen oder an Steinen und Zweigen, welche am Ufersaume liegen, und zwar stets so angebracht, daß sie sich eben unter der Wasseroberfläche befinden. Bemerkenswert ist es, daß sich an Teichen, die überall die gleichen günstigen Bedingungen zur Eiablage zu bieten scheinen, Eipakete immer nur an ganz bestimmten Stellen finden. Eine hinreichende Erklärung hierfür ist meines Wissens noch nicht gegeben worden.

Die Eipakete von *Chironomus*[1]) unterscheiden sich dadurch von denen verwandter Gattungen, daß bei ihnen die Eier nicht mehr oder weniger unregelmäßig in einem Gallertklumpen stecken; vielmehr bildet hier die Gallerte einen etwa 1 cm langen Cylinder, auf dem die Eier in sehr regelmäßigen Querreihen angeordnet sind.

Die Entwicklung des Eies nimmt rund 1 Woche in Anspruch. Ein weiterer Tag vergeht, bis sämtliche Larven aus der Gallerthülle sich befreit haben. Jetzt sind sie etwa 1 mm lang und bewegen sich mit den charakteristischen schlängelnden Bewegungen durch das Wasser. Nach etwa 3 Tagen gehen sie dazu über, sich Wohnröhren zu bauen. Bei den Larven der *venustus-plumosus*-Gruppe, welche ich hauptsächlich untersuchte, bilden sich nach 14 Tagen bis 3 Wochen am Hinterende die charakteristischen ventralen Atemschläuche. Die Tiere sind zu dieser Zeit etwa 3,5 cm lang; ihre Körperflüssigkeit nimmt jetzt eine gelbrote Färbung an, so daß das Individuum nicht mehr völlig farblos und durchsichtig erscheint. Außer diesen Larven untersuchte ich solche von verschiedenen Arten aus der Verwandtschaft von *Chironomus Thummi* und Larven aus der *Orthocladius*-Gruppe. Sämtliche zur Untersuchung herangezogenen Tiere zeigten eine blutrote Färbung. Herr Dr. A. Thiene-

---

1) Genaueres über die Eiablage teilt mit M. Hasper, »Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Chironomus*«. Zool. Jahrb. Bd. XXXI.

MANN in Münster i. W. hatte die Freundlichkeit, mir die letztgenannten Arten zu bestimmen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte.

Die Speicheldrüsen wurden in der bereits oben angeführten Weise vermittels Durchtrennung des ersten Körpersegmentes freipräpariert. Dann quollen sie hervor, und es waren nur noch, um sie völlig zu isolieren, die beiden feinen Ausführungsgänge zu durchschneiden. Um nun nach Möglichkeit eine Zerrung und Verletzung der überaus zarten lebenden Drüse zu vermeiden, entfernte ich die übrigen Teile der Larve vom Objektträger, saugte die Blutflüssigkeit ab und tropfte mit der Pipette eine hinreichende Menge der Fixierungsflüssigkeit auf die Drüse und wartete einige Augenblicke, bis sie undurchsichtig geworden war, um so das Gewebe erst ein wenig zu erhärten, ehe dasselbe vom Objektträger in das mit dem fixierenden Gemisch gefüllten Uhrschälchen übertragen wurde. Bei ganz jungen Larven war ein Isolieren der Drüsen nicht angängig. Deshalb wurden die Tiere entweder in toto fixiert, oder es wurde, um ein rascheres Eindringen der Flüssigkeit zu ermöglichen, die Vorderhälfte der Larve abgetrennt.

Für die Fixierung gelangte zunächst Sublimat-Eisessig (100 : 3) zur Anwendung, das ich stets nur kurze Zeit einwirken ließ; für Totalpräparate wurde ausschließlich diese Methode angewandt. Das Gemisch von PETRUNKEWITSCH befriedigte mich nur bei ganz jungen Larven. Sehr gute Resultate ergab ZENKERS Gemisch, in dem die Objekte 2—5 Stunden verblieben. Am besten jedoch gelang die Fixierung mit FLEMMINGscher Flüssigkeit, die ich 12 Stunden bis mehrere Wochen einwirken ließ.

Gefärbt wurde mit Boraxcarmin, DELAFIELDschem Hämatoxylin und HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Am schönsten und klarsten waren die Bilder nach FLEMMING-Fixierung und darauffolgender 24stündiger Schnittfärbung mit Anilinwasser-Safranin. Das Rezept hierfür verdanke ich Herrn Dr. HARMS:

200 g Aqua dest. + Anilin gesättigt,
100 g Alc. abs.,
1 g Safranin.

Differenziert wurde wenige Sekunden mit Salzsäure-Alkohol (1 : 1000). In so behandelten Schnitten erscheint das Chromatin leuchtend rot, während alle übrigen Teile der Drüse eine blassere purpurrote Tönung aufweisen. Eine Färbung mit Methylgrün wurde ebenfalls versucht, doch hielten die so gefärbten Schnitte einem Vergleich mit den anders behandelten nicht stand.

Ich habe 180 Totalpräparate von Drüsen hergestellt, darunter 140 solcher von *Orthocladius.*

Die hierzu bestimmten Objekte fixierte ich mit Sublimat-Eisessig und färbte sie etwa 1 Stunde mit Boraxcarmin. Die Differenzierung nahm ich mit Salzsäure-Alkohol (1 : 100) vor. Wenn ich vor der Färbung die Drüse bereits mit Salzsäure-Alkohol behandelt hatte, so gelang nachher eine Differenzierung viel besser. Auf diese Weise konnte ich Präparate herstellen, in denen nur der Kernfaden, und zwar sehr intensiv, alles übrige aber nicht tingiert war. Den Nucleolus habe ich in Totalpräparaten, welche mit Salzsäure differenziert waren, nie mit Boraxcarmin gefärbt gesehen.

Ich habe 100 Schnittpräparate isolierter Drüsen angefertigt. Hierunter stammte die eine Hälfte von Larven der Gattung *Chironomus*, die andre Hälfte von solchen der nahe verwandten Gattung *Orthocladius.* Ich schnitt 10 Serien von 10 μ Dicke für Übersichtsbilder, je 15 von 5 und 4 μ und 60 Serien von 3 μ Schnittdicke. Zum Studium der sich entwickelnden Drüse zerlegte ich 70 junge Larven, sämtlich *Chironomus* zugehörig, in Serien von 3 μ Dicke. Lebende Drüsen untersuchte ich in RINGERscher Flüssigkeit. Auch an dieser Stelle möchte ich Fräulein Dr. M. A. VAN HERWERDEN in Utrecht und Herrn Dr. H. ERHARD in München für ihre große Liebenswürdigkeit, mit der sie mir eine Anzahl ihrer Präparate zur Durchsicht überließen, meinen besten Dank abstatten.

IV. Die Entwicklung des Kernfadens.

ERHARD gab an, der Faden in den Kernen der *Chironomus*-Speicheldrüse enthalte die Nucleolarsubstanz, während der sogenannte »Nucleolus« vom Chromatin gebildet würde. Diese von den früheren so abweichende Angabe bedurfte der Bestätigung. Eine endgültige Entscheidung war nur von einer Arbeit zu erwarten, die auch das ontogenetische Zustandekommen des Fadens und der übrigen Strukturen des Kernes berücksichtigte. War eine derartige Untersuchung an sich schon nicht ohne Interesse, so mußte sie unter diesen Umständen besonders erwünscht erscheinen. Denn diese komplizierten Verhältnisse waren bisher lediglich an den Drüsen ausgebildeter Larven untersucht worden. Deshalb verfolgte ich an der heranwachsenden Larve von den ersten postembryonalen Stadien an die Entstehung und allmähliche Ausgestaltung des Kernfadens.

Als Material für diese Untersuchungen dienten mir Larven der Gattung *Chironomus* aus der *venustus-plumosus*-Gruppe. Über die Ergeb-

nisse habe ich bereits in einer kurzen Mitteilung berichtet (1912). Die aus dem Ei schlüpfende Larve besitzt eine Körperlänge von ungefähr 1 mm. Ihre Speicheldrüsen werden von Zellen gebildet, die sich durch ihre Größe vor den übrigen Körperzellen auszeichnen. Etwa 25 bilden eine Drüse. Dieselbe erscheint als eine flache Tasche, welche noch nicht die lappige Gliederung aufweist. Die Zellen haben kubische Gestalt und umgeben einen einheitlichen Secretraum; Secretgänge zwischen den Zellen sind noch nicht vorhanden.

Deutlich heben sich auf dem Schnitt die großen Kerne ab. In ihrem Innern erblickt man einen Nucleolus von verhältnismäßig bedeutender Größe. Er ist ein kugeliges Gebilde und zeigt keinerlei wahrnehmbare Differenzierung. Ein Kernfaden ist nicht vorhanden. Statt dessen ist das Kernlumen durchsponnen von einem feinen Gerüstwerk achromatischer Fäden. Auf diesen Fäden sitzen, ganz unregelmäßig verteilt, kleinere und größere Brocken von Chromatin und zwar zumeist in den Knotenpunkten des Gerüstes (Fig. 2).

In den ersten Tagen ihres Lebens wächst die Larve rasch; ungefähr am 3. Tage beginnt sie, sich aus Algenfäden und Schlammpartikelchen eine Wohnröhre zu spinnen; auch dann ist noch kein Kernfaden vorhanden. Damit wird die Annahme hinfällig, daß das Vorhandensein eines solchen bedingt sei durch die specifische Funktion der Drüse. Ein derartiger Zusammenhang ist ja auch schon deshalb ausgeschlossen, weil sich Kernfäden in allen Geweben der Larve finden. Entsprechend dem Wachstum des Tieres nehmen die Speicheldrüsenkerne an Größe zu (Fig. 3). Die achromatischen Stränge werden stärker, die Chromatinbrocken größer und ihre Zahl vermehrt sich.

Nach etwa 2 Wochen treten am elften Segment der Larve die für die *Venustus-plumosus*-Gruppe charakteristischen Kiemenschläuche auf. In diesem Stadium beginnt ein Kernfaden sich zu bilden. Das Chromatin ordnet sich auf den Fäden in bestimmten Regionen an. Dadurch kommen die einzelnen Brocken näher als vorher aneinander zu liegen. Doch auch das Achromatin rückt zusammen, und man sieht in besonders günstigen Präparaten immer einige der Stränge annähernd parallel nebeneinander herlaufen (Fig. 4). Diese sind dann durch Querfäden miteinander verbunden, und in den Knotenpunkten liegt das Chromatin. Bald darauf nähern sich diese Stränge einander, die Querverbindungen werden kürzer, und die Chromatinbrocken stoßen zusammen (Fig. 5). Es kommt vor, daß sie sich hierbei zu einem einzigen größeren vereinigen; doch nicht bei allen geschieht dies, manche legen sich nur äußerst dicht aneinander, ohne aber völlig zu verschmelzen. Zu derartigen Körnchen

gesellen sich dann andre hinzu, die sich noch isoliert im Kernraum befanden, so daß bald außerhalb des Kernfadens kein Chromatin mehr vorhanden ist. Die achromatischen Stränge haben inzwischen durch Dickenwachstum an Umfang zugenommen; auch sie legen sich oft dicht aneinander, so daß sie stellenweise als homogene Masse erscheinen (Fig. 6). Wir haben jetzt im Kern einen vielfach gewundenen einheitlichen achromatischen Faden, auf dem in gewissen Abständen größere Stücke oder Gruppen kleiner Brocken von Chromatin angeordnet sind (Fig. 7). Außerdem durchziehen feine achromatisch erscheinende, völlig chromatinfreie Fäden das Kernlumen; die Natur derselben werde ich später besprechen.

In der Folgezeit festigt sich der Kernfaden in seinem Bestande immer mehr; die Chromatinteile vermehren sich und lagern sich dicht aneinander, so daß der Kernfaden sich jetzt aus einer abwechselnden Folge von chromatischen und achromatischen Teilen aufbaut (Fig. 8 u. 9). Ich werde später zeigen, daß eine Zusammensetzung des Kernfadens aus einzelnen Körnchen und Strängen sich unter Umständen auch an ausgewachsenen Larven nachweisen läßt. Es findet also nicht immer eine völlige Verschmelzung der einzelnen Körnchen und der einzelnen Fäden untereinander statt, vielmehr lagert sich Körnchen an Körnchen und Faden an Faden und zwar äußerst dicht, was sich besonders an günstigen Präparaten von größeren Larven erkennen läßt, wo wir mit unsern optischen Hilfsmitteln wegen der Größe des Objektes besser in den feineren Aufbau einzudringen vermögen.

Die Verbindung zwischen dem Kernfaden und dem Nucleolus kommt auf die Weise zustande (Fig. 9 u. 10), daß zwei der zahlreichen Fäden, welche im ursprünglichen Kerngerüst an den Nucleolus herantreten, sich im gegebenen Zeitpunkt durch Anlagerung und Dickenwachstum verstärken, sich auf die Masse des in der Nachbarschaft befindlichen Chromatins vereinigen und Anschluß finden an den sich bildenden Kernfaden.

Wenn der Kernfaden ausgebildet ist, besitzt die Larve eine Körperlänge von etwa $3^1/_2$ mm, und ihre Leibesflüssigkeit nimmt eine leicht gelbrote Färbung an. In diese Zeit fällt die Entstehung des Ringes. Balbiani, der ihn entdeckte, konnte über seine Natur nicht ins klare kommen. Er beschreibt ihn als fein granuliert im fixierten Präparat und sagt, an der Stelle, wo er sich befände, seien keine chromatischen Scheiben vorhanden, vielmehr schiene hier der Faden aus derselben Substanz zu bestehen wie der Ring. Nach meinen Untersuchungen bewahrt der Faden auch dort, wo er vom Ring umschlossen wird, seinen Aufbau aus chromatischen und achromatischen Scheiben. Erhard gibt an, daß

der Ring sich aufbaue aus dicht aneinander gelagerten Kügelchen, welche dem Anscheine nach in drei Reihen nebeneinander angeordnet seien.

Ich fand, daß die Komponenten des Ringes eher als kleine Keulen zu bezeichnen sind (Fig. 13, 43, 44, 46, 47, 48, 50). Dieselben sprossen aus drei aufeinander folgenden Chromatinscheiben dicht gedrängt hervor und umgeben den Kernfaden an der betreffenden Stelle wie ein dichter Pelz. Ich habe auf sämtlichen Präparaten immer dasselbe Bild gefunden, nie sah ich einen der Auswüchse an einer achromatischen Scheibe sich anheften. Wir dürfen uns jedoch kaum vorstellen, daß das Chromatin aktiv bei diesem Vorgang beteiligt ist, müssen vielmehr annehmen, daß das Achromatin, welches vermutlich das Chromatin als feines Gerüst überall durchsetzt, in erster Linie für die Bildung des Ringes verantwortlich zu machen ist. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung vermehrt sich die Anzahl der Keulen stetig; dieselben nehmen dabei an Länge beträchtlich zu, doch bleibt ihre Breite ungefähr konstant.

Wenn der Kernfaden eine feste Gestalt erhalten hat, so bilden sich an seinen beiden Ansatzstellen am Nucleolus zwei seichte Einbuchtungen (Fig. 10). Diese vertiefen sich nach und nach und verschmelzen miteinander (Fig. 11 u. 12), so daß die beiden Enden des Fadens in einer gemeinsamen Höhlung des Nucleolus zu liegen kommen. Früher oder später treten die ersten Vacuolen auf (Fig. 11), deren Zahl sich allmählich vergrößert, so daß der Nucleolus zuletzt ein blasiges Aussehen bekommen kann (Fig. 43—50).

V. Das Spiralenstadium.

Wir haben gesehen, daß sich das ursprünglich im Kern vorhandene Achromatinnetz und die Chromatinbrocken zu einem Faden zusammenlegen, welcher aus abwechselnden Scheiben chromatischer und achromatischer Substanz besteht. Und auch an Schnittpräparaten, welche von Drüsen älterer Larven angefertigt sind, findet man, daß der Faden sich aus abwechselnden Scheiben zusammensetzt. Es entspricht dieser Befund durchaus den Angaben von Balbiani und Bolsius und dem, was Strasburger über den Knäuelfaden in den Pollenmutterzellen von *Tradescantia* berichtet. Demgegenüber stehen die Angaben von Baranetzky für das botanische Objekt und von Herwerden für *Chironomus*. Carnoy nimmt eine vermittelnde Stellung ein, da er sowohl die Spirale wie die Aufeinanderfolge verschiedener Schichten, die er allerdings nicht als Scheiben deutete, gesehen hat. Es mußten sich bei der Zahl der Beobachter, welche auf der einen wie der andern Seite stehen, tatsächliche

Unterlagen für ihre Angaben finden lassen. Den Grund für die so auffallende Differenz suchen VAN HERWERDEN und BOLSIUS darin, daß den verschiedenen Forschern verschiedene Arten von *Chironomus* vorgelegen hätten. Doch erschien mir diese Erklärung als keine befriedigende, da es höchst unwahrscheinlich ist, daß bei Arten derselben Gattung derartige grundlegende Unterschiede in den Kernstrukturen vorkommen können.

Wenn die von mir gezüchteten Larven ein gewisses Alter überschritten hatten, wollte die vorher so ausgesprochene Scheibenstruktur nie mehr recht klar erscheinen (Fig. 14—18). Wohl sieht man an den betreffenden Kernfäden noch eine Querstreifung, doch sind die dunklen Querlinien nicht mehr so deutlich wie früher, es haben sich vielmehr an ihnen Fortsätze und Auswüchse gebildet, welche die Klarheit des Bildes stören. An Präparaten von älteren Stadien ist die regelmäßige Querstreifung des Kernfadens noch mehr verwischt; die Auswüchse der Scheiben sind Verbindungen miteinander eingegangen, so daß das Chromatin in fädigen Windungen angeordnet erscheint (Fig. 19—32). Diese tragen spiraligen Charakter: wir haben es mit den von CARNOY und VAN HERWERDEN beschriebenen Spiralen zu tun. Doch handelt es sich nach meinen Beobachtungen nicht um eine einzige Spirale in jedem Kernfaden, vielmehr wird ein jedes Bild, auch dasjenige, wo eine solche am deutlichsten hervorzutreten scheint, zum mindesten an einer Stelle durch anders verlaufende chromatische Teile gestört und verwirrt (Fig. 21—23). An andern Kernfäden sieht man, wie fast eine jede Windung der Spirale von einer andern, entgegengesetzt laufenden Windung überkreuzt wird.

Durch das liebenswürdige Entgegenkommen von Fräulein Dr. VAN HERWERDEN war es mir möglich, ihre Präparate durchzusehen. Es zeigten sich hier genau dieselben Spiralenbildungen wie bei den meinigen; aber auch hier war dieselbe Erscheinung zu beobachten: eine Strecke weit läßt sich die Spirale verfolgen, doch dann treten an einer Stelle andre entgegengesetzt verlaufende Spiralwindungen auf, wodurch das Bild nicht mehr rein und eindeutig erscheint.

Eine Beurteilung dieser Verhältnisse ist wegen der Kompliziertheit der Bilder nicht ohne Schwierigkeit. Denn klar erkennen lassen sich die Spiralstrukturen nur auf sehr dünnen Schnitten, am besten solchen von 3 μ Dicke; derartige Präparate haben jedoch wieder den Nachteil, daß sich in ihnen der ganze Kernfaden nicht mehr so überblicken läßt wie an dickeren Schnitten. An Stellen, wo der Kernfaden angeschnitten ist, ist das Bild nicht immer ohne weiteres klar. Doch bin ich an der Hand einer Anzahl günstiger Präparate, welche keine andere Erklärung

zulassen, zu einer Deutung gelangt, die meiner Überzeugung nach für das Spiralenstadium die richtige ist.

Für das Chromatin haben, abgesehen von den bisher genannten Autoren, neuerdings Bonnevie (1908) und K. C. Schneider (1910) spiralige Strukturen beschrieben. Die erstgenannte Forscherin untersuchte die Chromosomen in den Furchungskernen von *Ascaris megalocephala*, in den Kernen der Wurzelspitze von *Allium cepa* und ferner bei *Amphiuma* die Chromosomen während der ersten und zweiten Reifungsteilung. Sie fand bei diesen Objekten, daß in der Prophase und in der Telophase das Chromatin eines jeden Chromosoms in einer Spirale angeordnet ist. Die während der Anaphase oberflächlich gelegene chromatische Substanz der Tochterchromosomen sammelt sich nach ihr auf erhabenen, spiralig verlaufenden Leisten, »so daß bald eine chromatische Spirale von der Spitze jedes frei herabhängenden Chromosomenendes bis zu seiner Wurzel kontinuierlich verläuft; hier geht sie dann auch kontinuierlich in einen Chromatinfaden des centralen Kernteiles über. Gleichzeitig mit dieser Lokalisation der Chromatinsubstanz kommt zwischen den Windungen der Spiralleiste die früher im Innern des Chromosoms verborgene achromatische Substanz zum Vorschein. Sie ist auf diesem Stadium anscheinend halbflüssig und wird nur durch ihre Adhäsion zu der festeren Spiralleiste an einem tropfenförmigen Zusammenfluß gehindert; darauf deuten die tiefen Einbuchtungen zwischen je zwei Windungen der Spiralleiste hin.« Doch sah sie auch einige Bilder, die sie nur so deuten konnte, daß nicht eine Spirale das Chromatin des Chromosoms repräsentiert, sondern daß eine Doppelspirale vorhanden ist. Sie läßt die Frage offen. ob die in der Prophase auftretenden Doppelspiralen mit denjenigen der Telophase etwas zu tun haben und ob beide mit der konstant auftretenden Prophasenspalte zusammenhängen. Ferner ist es ihr zweifelhaft, ob alle diese Erscheinungen mit den später entstehenden Tochterchromosomen in Verbindung zu bringen seien.

Über eine die Spirale umgebende Membran äußert sie sich folgendermaßen: »Daß auf der Chromosomenoberfläche eine Membran ausgeschieden werden kann, geht aus den in *Amphiuma* gefundenen Verhältnissen hervor, wo die Windungen eines im Kerninnern liegenden Spiralfadens von einer dünnen Membran umschlossen sind.«

K. C. Schneider untersuchte die Chromosomen in den Epidermiszellen von *Salamandra* und fand, daß dieselben aus Doppelspiralen bestehen. Nur für die Anaphase sofort nach der Sonderung der Tochterchromosomen nimmt er eine einzige Spirale an, die sich jedoch sehr bald verdoppelt. Er spricht auf Grund seiner Resultate die Vermutung aus,

daß Bonnevie sich geirrt habe und daß auch bei ihren Objekten nicht nur in einigen, sondern in allen Präparaten Doppelspiralen vorlägen. Er zeichnet jedes Chromosom als aus zwei Spiralen bestehend, welche sich im gleichen Sinne parallel um eine gemeinsame Achse herumwinden. Diese Achse wird von einer Masse gebildet, welche er als »Kittsubstanz« bezeichnet. In den Spiralen sieht er die Anlagen der Tochterchromosomen oder die »Miten«.

Bonnevie sowohl wie Schneider geben an, daß die Chromosomen auch im ruhenden Kern erhalten bleiben. Schneider sagt: »All die groben Chromatinbrocken, die wir in den aktiven Kernen der Salamanderlarve in größerer oder geringerer Zahl vorfinden, gehen direkt auf die Tochterchromosomen zurück, sind Reste derselben, nicht Neubildungen.« Das scheinbare Verschwinden der Chromosomen geht in der Weise vor sich, daß die Spiralen — nach Bonnevie die einfachen, nach Schneider die Doppelspiralen eines jeden Chromosoms — sich lockern und Verbindungsbrücken untereinander ausbilden, bis der ganze Kern von einem anscheinend undifferenzierten Kernnetz erfüllt ist. Das Achromatin bzw. die »Kittsubstanz« soll bei diesem Prozeß allmählich undeutlich werden und schließlich ganz verschwinden. Die Prophase wird nach diesen Autoren in der Weise eingeleitet, daß die Spiralen, welche latent im Kernnetz enthalten sind, allmählich wieder deutlicher hervortreten.

Die von Schneider gegebenen Figuren der Chromosomen erinnern in hohem Grade an die Bildungen, welche ich bei *Chironomus* vorfand. Auch hier winden sich um eine mehr oder minder deutliche achromatische Achse zwei parallel verlaufende chromatische Spiralen.

Wie wir sahen, bleibt der Aufbau des Kernfadens aus abwechselnden Scheiben nicht lange bestehen. Es herrschen hier individuelle Unterschiede; in einzelnen Fällen kann man Scheiben noch bei relativ großen Larven beobachten (Fig. 9). Meist bilden sich aber sehr bald an den chromatischen Scheiben des Kernfadens Auswüchse, welche auf die benachbarten Scheiben zustreben (Fig. 14). Sie ziehen an der Peripherie des Kernfadens hin und suchen denselben oberflächlich in schräger Richtung zu umwachsen, um sich mit dem ihnen entgegenkommenden Fortsatz einer andern Scheibe zum halben Umgang einer Spirale zu vereinigen (Fig. 15 u. 16). Während sich auf der dem Beobachter zugekehrten Seite die Windungen alle nach einer Richtung wenden, gehen sie auf der andern Seite in entgegengesetzter Richtung. Durch die lebhafte Abwanderung des Chromatins sind bald sämtliche Scheiben durch spiralige Windungen miteinander in Verbindung getreten (Fig. 17).

Das Chromatin derselben schwindet zuerst in ihrem Mittelpunkt, wie man sich leicht durch Drehen der Mikrometerschraube überzeugen kann. Dann bildet das an ihrer Peripherie befindliche Chromatin nur noch sehr unregelmäßige und undeutliche Querstreifen. Schließlich wird die ganze Substanz der Scheiben zur Bildung der Spiralen aufgebraucht (Fig. 18). Diese verlieren dann das Eckige in ihren Formen; sie runden sich ab, und in bestimmten Stadien ist der Verlauf der Spiralen ein sehr regelmäßiger (Fig. 19—32, 54). Auf Querschnitten des Fadens lassen sich dieselben sehr schön beobachten, wie sie an seiner Oberfläche hinziehen (Fig. 30—32). Das Achromatin bildet im allgemeinen seine Achse, doch nicht in allen Fällen; in manchen Präparaten kann es ein fetzenhaftes Aussehen annehmen (Fig. 22, 23, 29) oder streckenweise auch ganz fehlen (Fig. 19, 27, 28, 30, 31). Bonnevie sagt, dasselbe sei bei Chromosomen im Spiralenstadium eine halbflüssige Substanz, welche Tropfen zu bilden imstande sei. Bei *Chironomus* jedoch besteht dasselbe auch jetzt aus einzelnen sehr deutlichen feinen Fädchen (Fig. 23, 32). Auf die Konsistenz derselben werde ich noch ausführlich zurückkommen.

van Herwerden sagt, das Fehlen der achromatischen Achse sei dadurch hervorgerufen, daß dieselbe sich in diesem Falle in der Fixierungsflüssigkeit gelöst habe. Dadurch seien dann die Windungen der Spirale — sie nimmt nur eine einzige an — in eine Ebene zu liegen gekommen. Dieser Erklärung kann ich mich nicht anschließen. Meiner Ansicht nach war das Achromatin in solchen Fällen auch im Leben nicht vorhanden. Was nun die Angabe betrifft, daß die Windungen zuweilen in einer Ebene liegen, so glaube ich, daß hier nur diejenigen Teile der Spiralen gesehen wurden, die sich auf der dem Untersucher zugewandten Seite des Kernfadens befinden und die durch etwas ungünstige Lagebeziehungen den Eindruck hervorriefen, als formierten sie zusammen eine Spirale. Die Windungen auf der vom Beobachter abgekehrten Seite des Kernfadens wären dann übersehen worden. Eine ähnliche Täuschung ist auch an Schnittpräparaten sehr leicht möglich, wenn der Kernfaden der Länge nach getroffen wurde. Dann sieht es manchesmal so aus, als ob nur eine Spirale vorhanden wäre; denn es folgen kontinuierlich hintereinander einzelne halbe Umgänge, die man leicht einer einzigen Spirale zuzuschreiben geneigt ist; in Wirklichkeit gehören dieselben aber zwei parallel laufenden Spiralen an, wie man durch genaues Studium sich zu überzeugen imstande ist (Fig. 21—23).

Kann man beim Scheibenstadium im Zweifel sein, welche Substanz im Kernfaden die wichtigere ist, das Chromatin oder das Achromatin, so spricht beim Spiralenstadium alles dafür, daß das Chromatin, welches

in so überaus merkwürdiger und komplizierter Weise angeordnet erscheint, diejenige Substanz ist, welche sich in der Hauptsache betätigt. Freilich müssen wir annehmen, daß das Chromatin nie ohne Achromatin existieren kann und daß das letztere darum auch in den Spiralen die Unterlage für das erstere bildet; die Hauptmasse des Achromatins dagegen, welches zum Teil stark rückgebildet wird und ganz verschwinden kann, wird sich auf diesem Stadium mit einer untergeordneten Rolle begnügen müssen.

Der Nucleolus scheint durch die ganzen Vorgänge der Spiralenbildung nicht berührt zu werden; an einigen Präparaten sah ich, daß derselbe aus einzelnen Brocken bestand (Fig. 44). Doch geben auch Balbiani und Erhard Ähnliches für andre Stadien an.

Die von früheren Autoren beschriebenen und abgebildeten Spiralen lassen sich nach meiner Meinung mit den Befunden von Schneider und mit den meinigen sehr wohl in Einklang bringen. Baranetzky sagt, daß bei *Tradescantia* eine einfache Spirale vorläge, doch gibt er neben andern Bildern, welche eine solche darstellen, in seiner Fig. 41*d* eine Abbildung, welche deutlich auf eine Doppelspirale hinweist, ohne daß er derselben im Text gedenkt. Es liegt also die Vermutung nahe, daß auch die als einfache gezeichneten in Wahrheit Doppelspiralen sind. Bonnevie erwähnt für mehrere ihrer Figuren (Fig. 42 u. 64), daß in denselben Doppelspiralen vorkämen. Ihre Abbildungen machen sämtlich den Eindruck großer Zuverlässigkeit. Es deuten nun nach meiner Ansicht nicht nur die angegebenen Figuren, sondern auch noch mehrere andre darauf hin, daß in den ihnen zugrunde liegenden Präparaten Doppelspiralen vorhanden sind: so Fig. 41*a* und *b*, 43, 44, 58, 90.

Bei der großen Ähnlichkeit, welche zwischen den spiralig gebauten Kernfäden bei *Chironomus* und gewissen Chromosomen besteht, lag der Gedanke nahe, daß der Kernfaden mit einer Zellteilung in Zusammenhang steht. Er war ja auch bereits von Balbiani beschrieben worden, daß er in einzelne Teile zerfallen kann, was man mit der Segmentierung des Spiremfadens in sich teilenden Zellen hätte in Verbindung bringen können. Schon van Herwerden hatte ihre Präparate auf Mitosen hin durchgesehen, ohne aber eine solche anzutreffen. Ich habe Untersuchungen in der gleichen Richtung angestellt, fand aber auch keine Mitose.

Spiralen trifft man am schönsten bei Larven von etwa $^1/_2$ cm Länge. Später erscheinen sie wieder nicht mehr so deutlich. Es findet nämlich dann eine Rückbildung derselben in Scheiben statt; es ist, wie ich bereits erwähnte, der Kernfaden erwachsener Larven aus abwechselnden Scheiben aufgebaut.

VI. Der definitive Bau des Kernfadens.

Die Umwandlung der Spiralen in Scheiben wird dadurch eingeleitet, daß sich an bestimmten Stellen auf den Spiralen Auswüchse bilden, welche den Kernfaden der Quere nach zu umwachsen streben (Fig. 83). Hierbei stoßen sie mit andern Fortsätzen, die ihnen entgegenkommen, zusammen und verschmelzen mit denselben (Fig. 34); auf diese Weise entsteht eine, wenn auch vorerst noch undeutliche Querstreifung des Fadens. Gleichzeitig werden die Spiralen an zahlreichen Punkten unterbrochen, so daß an ihrer Stelle eine Anzahl kurzer Spiralengänge anzutreffen ist (Fig. 35 u. 36). Das Achromatin vermehrt sich jetzt wieder und spannt sich zwischen den in Bildung begriffenen chromatischen Querscheiben aus. So sieht man in den Präparaten eine seltsame Mischung von Scheiben und Spiralen. Allmählich überwiegen dann die Scheiben und nur an wenigen Stellen ist noch eine Verbindung derselben untereinander vorhanden (Fig. 37 u. 38); dann verschwinden auch die letzten spiraligen Schraubengänge. Zum Schluß haben wir wieder das Bild einer Folge von chromatischen und achromatischen Scheiben (Fig. 39).

Die ersteren sind zunächst in der Größe untereinander durchaus ungleich, man trifft breite und schmale. Doch alle nehmen sie die ganze Breite des Fadens ein und sind in ihrem Mittelpunkte ohne irgend eine Durchlochung. Zwischen ihnen befindet sich, sehr deutlich in ihrem feineren Aufbau erkennbar, die achromatische Zwischensubstanz.

Wenn sich die Larven der Verpuppung nähern, so verringert sich die Menge des Chromatins, indem jede der breiten Scheiben sich in mehrere schmalere zerteilt (Fig. 40). Man kann diesen Vorgang sehr gut verfolgen. Es bildet sich an der betreffenden Scheibe durch Schwinden des Chromatins eine quer verlaufende Spalte. Diese verbreitert sich immer mehr. Schließlich ist die eine Scheibe in zwei schmalere zerfallen. Dabei tritt an den von Chromatin entblößten Stellen ein feines Gerüstwerk achromatischer Fäden zutage, welches zweifellos dem Chromatin zur Stütze gedient hat, und es wird uns die Vermutung zur Gewißheit, daß das ganze Chromatin von Achromatin durchsetzt ist. Auf die beschriebene Weise zerteilen sich nun die meisten der chromatischen Scheiben, und wir können dann an alten Larven den Faden zusammengesetzt sehen aus lauter feinen Scheiben, zwischen denen sich nur hier und da ein paar breitere finden (Fig. 41). Balbiani hat solche Bilder gesehen, doch er deutete sie nicht richtig; er faßte die breiten Scheiben auf als durch Zusammenschluß mehrerer schmaler entstanden, während doch in Wahrheit umgekehrt die letzteren ihren Ursprung der Auflösung von breiteren verdanken.

Das Schwinden des Chromatins kann auch noch weitergehen, indem sich da und dort die schmalen Scheiben vollständig auflösen. Dies geschieht, indem sie zunächst unregelmäßig gebaut erscheinen; später beim Fortschreiten des Prozesses bleibt an Stelle einer jeden eine einfache Reihe von Chromatinkörnchen zurück (Fig. 41). Diese können dann auch noch verschwinden. Dabei werden weitere Massen des achromatischen Gerüstwerkes sichtbar.

Wo bleibt nun das Chromatin? Nie sah ich, daß Chromatinkörnchen von den Scheiben ins Kernlumen abgewandert wären. Es lag nahe, das bereits von Erhard beschriebene »Maschenwerk dicht aneinander gedrängter Chromiolen«, das den ganzen Kernraum erfüllt, als Chromatin zu deuten, welches seinen ursprünglichen Sitz verlassen hat. Doch habe ich nirgends den geringsten Anhalt für einen derartigen Zusammenhang zwischen den »Chromiolen« und dem Chromatin des Kernfadens auffinden können. Das Vorhandensein der »Chromiolen« glaube ich anders erklären zu müssen; hiervon soll später die Rede sein. Vermutlich geht das Chromatin, wenn es verschwindet, in flüssige oder gelöste Form über und entzieht sich so der weiteren Beobachtung.

Schon Leydig und Carnoy haben eine Zusammensetzung der dunklen Querlinien aus einzelnen Körnchen und das Vorkommen von Längslinien in den hellen Partien gesehen, doch faßt Leydig den ganzen Ausbau des Fadens viel zu schematisch auf, wenn er ihn mit demjenigen eines Muskels vergleicht; denn die Achromatinfäden verlaufen nicht parallel nebeneinander, sondern bilden ein reich verzweigtes Maschenwerk; auch stellen dieselben nicht Scheidewände zwischen den einzelnen Chromatinkörnchen vor, sondern verbinden dieselben vielmehr untereinander.

Auf keinem Stadium der Entwicklung habe ich eine Membran des Kernfadens gefunden, deren Vorhandensein Balbiani wahrscheinlich zu machen sucht.

Die Angabe von Erhard, der Kernfaden setze sich nur aus stark färbbaren Scheiben zusammen, während schwächer färbbare nicht vorhanden seien, steht im Gegensatze zu den Befunden aller andern Autoren und auch zu meinen Ergebnissen. Da ich mir diese Differenz nicht zu erklären wußte, so ersuchte ich Herrn Dr. H. Erhard in München, mir einige seiner Präparate zur Durchsicht überlassen zu wollen, eine Bitte, der in liebenswürdigster Weise entsprochen wurde.

Die Schnitte zeigen eine prachtvolle Doppelfärbung von Methylgrün und Boraxcarmin, wie Erhard diese in seinen Abbildungen wiedergegeben hat. Meiner Ansicht nach wird die Klarheit aber dadurch be-

einträchtigt, daß die Schnitte fast durchgängig 10—20 μ dick sind. Doch gelang es mir, an günstigen Stellen die Anwesenheit von achromatischen Zwischenscheiben festzustellen, und auch hier war ihre Zusammensetzung aus einzelnen Fäden unverkennbar. Der Irrtum von ERHARD ist jedoch aus der Schnittdicke sehr leicht zu erklären.

War schon aus den tiefgreifenden Umbildungen, welchen der Kernfaden im Verlauf der Ontogenese unterworfen ist, zu erkennen, daß wichtige Stoffwechselprozesse sich im Kerne abspielen müssen, so deutet das wechselnde Aussehen der Nucleolen noch stärker darauf hin. In dem anfangs homogenen, drehrunden Gebilde (Fig. 2—5, 8, 9) erscheinen zu einer bestimmten Zeit die ersten Vacuolen (Fig. 11). Ihre Zahl wächst mit der Zeit an; sie können miteinander verschmelzen und dann den größten Teil des Nucleolus, einnehmen (Fig. 43—46, 48—50). Dabei kommen zuweilen merkwürdige Formen zustande, auf welche bereits LEYDIG hinwies.

Ein besonders seltsames Aussehen, welches mir in einem meiner Präparate auffiel, gebe ich in Fig. 45 wieder. Eigentliche Nucleolarsubstanz ist nur in der äußersten Schicht erhalten; diese wird von einer Menge kleiner Vacuolen durchsetzt. Weiter nach innen liegen im Kreise angeordnet mehrere große Vacuolen. welche zum Teil im Begriffe sind, miteinander zu verschmelzen. Der zu innerst befindliche Raum wird ausgefüllt von kleinen. dicht aneinander gedrängten Vacuolen, zwischen denen ein paar kugelrunde Tropfen von hoher Färbbarkeit liegen. Über die Natur der letzteren kann ich nichts Näheres angeben; ich habe sie nur dieses eine Mal gesehen. In andern Fällen erscheinen die Nucleolen als durchaus homogen (Fig. 53), oder sie sind in eine Menge feinerer oder gröberer Brocken zerfallen (Fig. 44). Auf eine solche Erscheinung geht zweifellos die Angabe von ERHARD zurück, der Nucleolus bestehe aus »längsovalen Kugeln«, die in zwei Schichten, einer äußeren und einer inneren, angeordnet seien.

Leider ist es unmöglich, die Ursachen all der geschilderten Zustände der Nucleolen aufzuspüren. So muß man sich im großen und ganzen mit der undankbaren Aufgabe begnügen, eine einfache Aufzählung der beobachteten Tatsachen zu geben.

Was die Verbindung von Nucleolus und Kernfaden betrifft, so habe ich mich auch an der Hand der ERHARDschen Präparate nicht davon überzeugen können, daß der Kernfaden an der Stelle, wo er sich im Innern des Nucleolus verästelt, von ungefähr zehn isoliert liegenden Kügelchen umgeben ist. Es mag dies Bild in einem der Präparate vorgelegen haben, doch war dies dann eine rein zufällige Erscheinung ohne irgendwelche

allgemeinere Bedeutung. Am häufigsten sah ich, daß der Faden sich in einer tieferen oder seichteren Einbuchtung des Nucleolus ohne Verästelungen festheftete (Fig. 43 u. 50).

In manchen Präparaten, in denen nur ein einziger Nucleolus vorliegt, ist derselbe vom Kernfaden durchbohrt (Fig. 46, 48—50). Dieser ragt auf beiden Seiten eine Strecke weit heraus, um sich dann mit dem einen Ende an der Kernmembran festzuheften. Diese merkwürdigen Verhältnisse, die zuerst von van Herwerden beschrieben wurden, stehen zweifellos im Zusammenhang mit der Amitose. Ich werde daher bei dieser Gelegenheit hierauf zurückkommen.

Mit dem feineren Aufbau der Ringe hat sich zuerst Erhard eingehender beschäftigt. Balbiani gibt nur an, daß derselbe im Leben homogen erscheine, während er im fixierten Präparat fein granuliert sei. Meine eigenen Beobachtungen über seine Natur habe ich bereits wiedergegeben, als ich die Entstehung des Kernfadens schilderte. Dieselbe Zusammensetzung aus Keulen behalten die Ringe von Beginn bis zu den ältesten Stadien bei (Fig. 13, 43, 44, 46, 47, 48, 50). Bei manchen Larven finden sich bereits auf dem Spiralenstadium an jedem Kernfadenende statt eines Ringes deren zwei (Fig. 44). Sehr instruktiv sind Schnitte, auf denen der Ring tangential getroffen wurde (Fig. 46). Dann erhält man gleichzeitig Längs- und Querschnitte der Keulen. Ob diese nun bereits im lebenden Ringe präformiert sind, oder ob derselbe erst später durch Reagentienwirkung in solche zerfällt, wage ich nicht zu entscheiden.

Van Herwerden gibt an, daß bei der Fixation im Kernlumen feine Körnchen und Fäden erscheinen, die vorher am lebenden Objekt nicht in Sicht zu bringen waren. Sie ist geneigt, dieselben nicht als Kunstprodukte anzusprechen. Zweifellos ist hiermit identisch das Maschenwerk von Chromiolen, welches Erhard beschreibt. Auch in meinen Präparaten sind diese Bildungen vorhanden, wo sie sich als zartes Fadenwerk darstellen, in dessen Knotenpunkten feine Körnchen liegen (Fig. 50). Dasselbe färbt sich sehr lebhaft. Ich hielt nun zunächst dieses Gerüst wegen seines regelmäßigen Baues nicht für ein Kunstprodukt, bis ich zufällig einen Objektträger zu Gesicht bekam, auf dem Eiweißglyzerin durch Reagentienwirkung zur Gerinnung gebracht war. Dabei war genau dasselbe feine Maschenwerk mit eingelagerten Kügelchen zur Ausfüllung gelangt, welches sich färberisch ebenso verhielt. Später sah ich, daß O. Hertwig davor warnt, bei der Fixation im Kernsaft entstandene Gerinnsel dieser Art mit wirklich präformierten Gebilden zu verwechseln. Er sagt, daß zuweilen im Zellplasma wie im Kernlumen netzförmige Strukturen beschrieben und abgebildet worden sind, »die durch Ge-

rinnung (durch einen Entmischungsvorgang) hervorgerufen sind und als Kunstprodukte gedeutet werden müssen. Künstliche Gerüststrukturen kann man sich z. B. leicht erzeugen, wenn man Eiweißlösungen oder Leimgallerte durch Zusatz von Chromsäure, Pikrinsäure oder Alkohol zur Gerinnung bringt.«

Es erhebt sich nun die Frage, ob auf ganz jungen Stadien, wo ein Kernfaden noch nicht vorhanden oder wo er in Bildung begriffen ist, nicht auch derartige Gerinnsel vorhanden sind. Sicherlich kommen unter den achromatisch erscheinenden Fäden Kunstprodukte vor; allerdings lassen sie sich von dem echten Achromatin deshalb nicht unterscheiden, weil uns hier unsre optischen Hilfsmittel bei der Kleinheit der Objekte im Stiche lassen. Die Hauptmasse des Gerüstes ist jedoch zweifellos bereits im Leben vorhanden gewesen.

VII. Untersuchung des lebenden Objekts.

Großer Wert ist meines Erachtens darauf zu legen, daß die am gefärbten Präparat beobachteten Strukturen auch am lebenden Objekt nachzuweisen sind. Van Herwerden fand, daß nicht nur die Nucleolen, sondern auch der Kernfaden bereits in der lebenden, unverletzten Larve vorhanden ist. Ich sah ebenfalls stets sofort nach dem Herauspräparieren der Drüse in jedem Kern deutlich die quergestreifte Kernfadensubstanz. Und auch der feinere Aufbau dieses Gebildes ist nach meinen Befunden im Leben zu erkennen. An günstigen Präparaten sieht man, wie die schmalen dunklen Querlinien gekörnelt sind (Fig. 42); wenn also die gleiche Erscheinung im gefärbten Präparat sich vorfindet, so ist dieselbe nicht auf ein Kunstprodukt zurückzuführen. Ferner konnte ich feststellen, daß die achromatischen Scheiben aus einem feinen Fadenwerk bestehen (Fig. 42). Freilich gelang es mir nicht sogleich, diesen Bau zu erkennen; wenn man denselben aber erst einmal gesehen hat, so findet man ihn im Kernfaden einer jeden Drüse wieder. Die einzelnen Fäden erscheinen allerdings ein wenig dicker als im fixierten Präparat, so daß sie vielleicht im Leben etwas lockerer gebaut sind als nach der Fixierung; doch das prinzipiell Wichtige ist, daß der Kernfaden auch im Leben aus einem achromatischen Gerüstwerk besteht, dem in bestimmten Regionen chromatische Körnchen eingelagert sind.

Im Kernlumen kommen neben dem Maschenwerk, welches wir als Kunstprodukt erkannten, Fäden vor, die bereits im Leben nachzuweisen sind (Fig. 42). Leydig erwähnt das Vorhandensein derselben und bezeichnet sie als Anheftungsfäden des Kernfadens. Fast in jedem Kern

ist eine Anzahl derselben zu beobachten. Dieselben ziehen vom Faden zur Kernmembran oder verbinden einzelne Kernfäden untereinander. Merkwürdigerweise sind diejenigen, die im Centrum des Kernes liegen, sofort nach dem Herauspräparieren der Drüse sichtbar, während die an der Peripherie befindlichen erst allmählich unter den Augen des Beobachters zutage treten. Und zwar ist von einem Fädchen, das den Kernfaden mit der Kernmembran verbindet, anfangs nur das dem ersteren zunächst gelegene Stück sichtbar, während der übrige Teil erst allmählich auftaucht. Allgemeiner gesagt: es tritt bei den »Anheftungsfäden« der Teil zunächst hervor, welcher von der Kernoberfläche am weitesten entfernt ist, und dann erst erscheinen schrittweise die weiter zum Rande gelegenen Partien, bis schließlich die Anheftung an der Kernmembran deutlich ist. Es müssen also am lebenden Objekt die Lichtbrechungsverhältnisse etwas andre sein als im Mittelpunkt; allmählich beim Absterben der Zelle werden sie dann nach und nach überall die gleichen.

Bei der Mehrzahl der lebenden Kerne beobachtete ich im Kernsaft eine Erscheinung, die meines Wissens noch bisher von keinem Kerne beschrieben wurde. Man sieht da und dort kleine, stark lichtbrechende drehrunde Kügelchen oder Tröpfchen von nicht ganz 1 μ Durchmesser auftauchen, welche mit unruhig zitternden Bewegungen sich langsam durch den Kernraum fortbewegen (Fig. 52). Am besten sind dieselben bei intensiver Beleuchtung und gleichzeitiger starker Abblendung sichtbar zu machen. Wo zwei aufeinandertreffen, umtanzen sie sich eine Zeitlang, um sich dann wieder voneinander zu trennen. Manchmal jedoch verschmelzen sie zu einem größeren Tropfen, welcher sich dann ganz wie die kleineren verhält. In einem Falle sah ich drei sich perlschnurartig aneinanderlegen und dann verschmelzen. Durch Ineinanderaufgehen vieler können Tropfen entstehen, welche einen gleichen Durchmesser wie der Kernfaden besitzen. Irgendwelche Beziehungen zu den strukturierten Bestandteilen des Kernes: zu den Nucleolen und dem Kernfaden, waren nicht zu entdecken; hin und wieder legte sich ein Tropfen an die Kernmembran an, entfernte sich jedoch dann wieder, ohne sein Volumen irgendwie verändert zu haben.

Über die Entstehung der Tropfen konnte ich feststellen, daß dieselben inmitten des Kernsaftes sich bilden. In günstigen Fällen sieht man auf einem engen Bezirk an verschiedenen Stellen helle Punkte auftauchen; dieselben vergrößern sich rasch, bis sie sich zu einem der beschriebenen Tropfen herangebildet haben; dann wandern sie langsam davon.

Zunächst glaubte ich, die Gebilde wären durch Absterbungserscheinungen hervorgerufen und würden durch den Druck des Deckglases

erzeugt; doch bemerkte ich in den Kernen völlig intakter Drüsen, die ich ohne Deckglas beobachtete, dieselben Tropfen. Auch entstehen sie nicht etwa erst nach und nach auf dem Objektträger, vielmehr sind sofort nach dem Herauspräparieren bereits eine Anzahl vorhanden.

Nur an zwei Drüsen habe ich im gefärbten Präparat etwas Ähnliches beobachten können. Hier sind im Kernsaft außer dem feinen Gerüstwerk drehrunde, lebhaft gefärbte Kugeln vorhanden. Ob diese aber mit den oben beschriebenen Tröpfchen in Zusammenhang stehen, möchte ich unentschieden lassen (Fig. 51).

Falls es sich herausstellen sollte, daß die Tropfen eine Rolle in den Stoffwechselprozessen des Kernes spielen, so wäre damit auch dem »Kernsaft« eine größere Bedeutung beizumessen, als man ihm bisher zuzuschreiben geneigt war.

VIII. Die Amitose.

Es hat sich gezeigt, daß die Strukturen in den Kernen der *Chironomus*-Larve nicht mit einer Mitose zusammenhängen. Ich habe, um dies sicher feststellen zu können, im ganzen etwa 180 Totalpräparate angefertigt, hierunter sind ungefähr 140 Drüsen von Larven aus der *Orthocladius*-Gruppe. Die letzteren bevorzugte ich aus dem Grunde, weil ihre Drüsen etwa eine doppelt so große Anzahl von Zellen enthalten wie diejenigen der meisten andern Arten. Statt der gesuchten Mitosen entdeckte ich amitotische Vorgänge. Und zwar enthalten in dem gesamten Material 16 Drüsen Bilder direkter Kernteilung; es findet sich zumeist in jeder von diesen nur je ein sich teilender Kern, einige enthalten zwei oder drei und in einer Drüse sind gleichzeitig vier Kernteilungen vorhanden.

Die Amitose eines solchen Kernes hat einen recht bemerkenswerten Verlauf. Sie findet eine Parallele in den Teilungsvorgängen, welche Balbiani bei *Loxophyllum* beschrieben hat. In den in Teilung befindlichen Kernen sind stets zwei Nucleolen vorhanden. Außerdem trifft man häufig im Kernraum abgelöste kleine Stücke von Nucleolarsubstanz. Der Kern nimmt eine ovale Form an und bekommt in der Mitte eine leichte Einschnürung (Fig. 55). An den Kernfäden ist keinerlei Veränderung zu bemerken; sie erfüllen wie vordem ohne bestimmte Anordnung den Kernraum. Die Nucleolen ordnen sich so an, daß je einer in die entstehenden Tochterkerne übergeht.

In einem späteren Stadium wird die Einschnürung tiefer (Fig. 56); die Fäden passen sich in ihrer Lagerung der äußeren Form des Kernes an; sie fallen dabei zum Teil in ihrer ganzen Länge der einen oder der

andern Kernhälfte zu; andre wiederum, welche ungünstig gelagert waren, gehören mit dem einen Ende dieser und mit dem andern Ende jener Hälfte an. Somit liegt in den beiden Segmenten ein Konvolut von Kernfäden; andre Kernfäden ziehen von einem zu andern hinüber und herüber.

Dann erfolgt die Durchschnürung (Fig. 57). Jeder der zuletzt genannten Kernfäden wird an der Stelle, welche am Punkte der Teilung liegt, durchgetrennt. Es wird also den beiden Tochterkernen nicht durch einen exakten Teilungsprozeß, wie er bei den Caryokinese vor sich geht, je eine Hälfte der vorhandenen Substanzen zugeteilt, vielmehr erfolgt die Sonderung in einer gewissen willkürlichen Weise, ebenso, wie dies Balbiani für *Loxophyllum* beschreibt.

Die beiden Kerne bleiben jetzt eine längere Zeit eng aneinander liegen; dann lösen sie sich langsam voneinander ab (Fig. 58). Endlich liegen sie getrennt im Plasma. Nun teilt sich auch die Zelle und wir sehen, wie von zwei Seiten sich Secretgänge zwischen die beiden Kerne in das Plasma schieben, um so die vollständige Trennung abzuschließen (Fig. 59).

Einen ähnlichen Teilungsvorgang beschreibt Carnoy aus der Ventralplatte des *Hydrophilus*-Embryos, wo ebenfalls querstreifige Kernfäden vorkommen. Auch hier findet eine einfache Durchschnürung des Kernes und der Zelle statt ohne Rücksicht auf die Lagerung der Kernfäden. Das Verhalten des Nucleolus berücksichtigt Carnoy nicht.

Nach der Teilung ist bei *Chironomus* in jedem Tochterkern nur ein Nucleolus enthalten, an dem nur ein mit Ring versehenes Kernfadenende sitzt. Bei einem derartigen Nucleolus ist die Verbindung mit dem Kernfaden zuweilen eine sehr eigenartige; denn dieser hat ihn durchwachsen, ragt auf der gegenüberliegenden Seite noch eine Strecke weit heraus und heftet sich an der Kernmembran fest. Vor der Teilung ist noch nichts Derartiges zu sehen.

Wie dieses Verhalten zustandekommt, darüber kann ich nur vermutungsweise etwas aussagen; denn man findet, wie ich bereits ausführte, Amitosen nur beim Durchsuchen eines großen Materials, und selbst an einem solchen war es mir nicht möglich, hierüber etwas Genaues festzustellen. Ich glaube, daß es sich tatsächlich um ein Hindurchwachsen des Kernfadens durch deu Nucleolus handelt.

Korschelt beschreibt eine Art des Zusammenhanges von Nucleolus und Kernfaden, wo der letztere in den Kernkörper eintritt, denselben durchsetzt und an der andern Seite mit einer knopfartigen Erhebung endet. Auch ich sah Ähnliches in Kernen, die einen Nucleolus mit nur einem

daranhaftenden Faden enthielten, was auf eine früher erfolgte Teilung hinweist. Ich bin der Ansicht, daß dieses Bild zu deuten ist als ein Stadium im Hindurchwachsen des Kernfadens durch den Nucleolus, und zwar möchte ich vermuten, daß der letztere dabei über den Kernfaden hinübergleitet und daß nicht etwa ein neues Kernfadenstück dem alten aufgesetzt wird.

Eine sichere Entscheidung dieser ganzen Frage kann jedoch meines Erachtens erst dann gegeben werden, wenn eine eigne Untersuchung über diesen speziellen Punkt vorliegt. Hierzu ist ein noch weit umfangreicheres Material heranzuziehen, als ich es berücksichtigte.

IX. Zusammenfassung.

Wie bereits in der Einleitung ausgeführt wurde, kommen quergestreifte Kernfäden bei zahlreichen Tieren und Pflanzen vor; die alte Streitfrage, ob sich diese Gebilde aus aufeinander folgenden Scheiben oder aus Spiralen aufbauen, ist, wie ich glaube, durch meine Untersuchungen entschieden worden. Es zeigt sich, daß bei ganz jungen und bei alten Larven Scheiben vorhanden sind, während auf einem mittleren Stadium eine Doppelspirale vorliegt. Die Übergänge von einem dieser Zustände in den andern konnte ich Schritt für Schritt verfolgen. Auch ließ sich feststellen, wie der Faden ursprünglich entsteht; es bildet sich durch den Zusammenschluß des Achromatins ein einheitlicher Strang; auf diesem ist in bestimmten Regionen die chromatische Substanz eingelagert, so daß das Ganze den Eindruck einer Reihe abwechselnder chromatischer und achromatischer Scheiben macht.

Es ist also der Kernfaden nichts Außergewöhnliches und Einzigartiges, vielmehr läßt er sich sehr wohl unter die uns aus andern Kernen bekannten Bildungen einordnen. Zu vergleichen ist er mit dem Spiremfaden sich zur Teilung anschickender Kerne, und in diesem Sinne hat ihn Wilson als »permament spirem« bezeichnet.

Über die Ursachen seiner Entstehung läßt sich leider nichts angeben. Ein Zusammenhang mit der speziellen Funktion der Zellen kann aus dem Grunde nicht bestehen, weil er sich in allen Geweben bestimmter Tiere in gleicher Weise vorfindet. Auch für den Übergang der Scheiben in Spiralen und für die Rückbildung der letzteren in Scheiben ist kein Grund aufzufinden. Ein Zusammenhang mit einer etwa stattfindenden Mitose ist ebenfalls nicht vorhanden, trotzdem sich bei manchen Tieren und Pflanzen während einer solchen ganz analoge Bildungen zeigen. Ich

mußte die letzteren wegen der großen Ähnlichkeit des öfteren zum Vergleich heranziehen. Und ich glaube, daß die Verhältnisse bei *Chironomus* Licht zu werfen imstande sind auf noch manche ungeklärte Frage in betreff des feineren Aufbaues des Spiremfadens und der Chromosomen. So bin ich der Meinung, daß sich die von Baranetzky einerseits und von Strasburger anderseits über *Tradescantia* gemachten Angaben an Hand meiner Befunde sehr wohl miteinander vereinigen lassen, und zwar muß man annehmen, daß beide Beschreibungen — jede für ein bestimmtes Stadium — zutreffen, und daß die Scheibenstrukturen aus den Spiralstrukturen hervorgehen. Ich stütze mich dabei auf die Abbildungen von Strasburger (1882). Er gibt nämlich als dem Scheibenstadium (Fig. 8) voraufgehend ein Stadium an, wo eine »korkzieherförmige Einrollung« des Fadens vorliegt (Fig. 6, 7, 43). Dieses ist zweifellos die von Baranetzky beschriebene Spirale. Ich habe bereits früher gesagt, daß ich auf Grund einer von dem letztgenannten Autor gegebenen Zeichnung annehme, daß wie im Kernfaden von *Chironomus* bei *Tradescantia* nicht eine einfache, sondern eine Doppelspirale vorliegt. Dieser Auffassung widersprechen die Abbildungen Strasburgers nicht.

Als dem Spiralenstadium voraufgehend gibt Strasburger ein Stadium an, wo das Spirem sich bildet (Fig. 5). Hier ordnen sich in langer Reihe Brocken von Chromatin auf der chromatischen Grundmasse an, und zwar halten sie dabei immer ganz bestimmte Abstände voneinander ein. Dieses Stadium findet zweifellos eine Parallele in der von mir beschriebenen Anlage des zuerst aus Scheiben aufgebauten Kernfadens von *Chironomus.*

Auch bei *Allium* kommen, nach den Angaben von Nemec und Merriman zu schließen, in den Chromosomen nicht nur die von Bonnevie beschriebenen Spiralen, sondern auch abwechselnde Scheiben vor. Bonnevie ist allerdings andrer Meinung; sie gibt an, daß bei dieser Pflanze und außerdem bei *Ascaris* und *Amphiuma* nur Spiralen vorkommen. Und zwar sagt sie, daß zumeist in jedem Chromosom nur eine Spirale vorläge; in einzelnen ihrer Präparate hat sie jedoch auch eine Doppelspirale gesehen. K. C. Schneider hat gefunden, daß bei *Salamandra* die Chromosomen aus deutlichen Doppelspiralen bestehen, und ist überzeugt, daß diese Struktur auch bei den von Bonnevie untersuchten Objekten vorliegt. Ich möchte mich seiner Ansicht anschließen. Doch kann ich der von ihm für diese Bildungen vorgeschlagenen Deutung nicht beitreten. Er sieht nämlich in den beiden Spiralen eines jeden Chromosoms die Anlagen der zukünftigen Tochterchromosomen. Nun kommen aber Doppelspiralen auch in den Kernfäden von *Chironomus*

vor, wo doch keine Mitose stattfindet, wo ein zumeist einheitlicher oder ganz unregelmäßig zerstückelter Kernfaden vorhanden ist und also auch keine Herausdifferenzierung von Tochterchromosomen vorliegen kann. Daher glaube ich, daß die Ausbildung einer Doppelspirale in allen Fällen auf ganz andre als die von SCHNEIDER angegebenen Ursachen zurückgehen; über die Natur der letzteren vermögen wir aber zunächst noch nicht das Mindeste auszusagen.

Marburg, Anfang März 1912.

Literatur.

1880. BARANETZKY, J. Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Zeitg. Bd. XXXVIII.

1881. BALBIANI, E. G. Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anz. Bd. IV.

1882. FLEMMING, W. Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.

1882. STRASBURGER, E., Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Arch. mikr. Anat. Bd. XXI.

1883. LEYDIG, Fr. Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn.

1884. CARNOY, J. B. La biologie cellulaire. Lierre.

1884. KORSCHELT, E. Über die eigentümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüse von Chironomus plumosus. Zool. Anz. Bd. VII.

1884. STRASBURGER, E. Die Kontroversen der indirekten Kernteilung. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIII.

1885. CARNOY, J. B. La Cytodiérèse chez les Arthropodes. La cellule. T. I.

1889. GEHUCHTEN, A. VAN. L'axe organique du noyau. La cellule. T. V.

1890. BALBIANI, E. G. Sur la structure intime du noyau du Loxophyllum meleagris. Zool. Anz. Bd. XIII.

1892. FLEMMING, W. Über Unsichtbarkeit lebendiger Kernstrukturen. Anat. Anz. Bd. VII.

1896. HENNEGUY, L. F. Leçons sur la cellule. Paris.

1896. WILSON, G. B. The cell in Development and Inheritance. New York.

1899. NEMEC, B. Über die karyokinetische Kernteilung bei der Entwicklung in der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrb. wiss. Bot. Bd. XXXIII.

1904. MERRIMAN, M. L. Vegetative Cell Division in Allium. Bot. Gaz. Vol. XXXVII.

1906. HERTWIG, O. Allgemeine Biologie. 2. Aufl. Jena.

1908. BONNEVIE, K. Chromosomenstudien I. Arch. f. Zellf. Bd. I.

1910. HERWERDEN, M. A. VAN. Über die Kernstruktur in den Speicheldrüsen der Chironomus-Larven. Anat. Anz. Bd. XXXVI.

1910. SCHNEIDER, K. C. Histologische Mitteilungen III. Chromosomengenese. Festschrift für R. HERTWIG. 1910.

1910. ERHARD, H. Über den Aufbau der Speicheldrüsenkerne der Chironomus-Larve. Arch. mikr. Anat. Bd. LXXVI.

1911. HERWERDEN, M. A. VAN, Über den Kernfaden und Nucleolus in den Speicheldrüsenkernen der Chironomus-Larve. Anat. Anz. Bd. XXXVIII.
1911. BOLSIUS, H. Sur la structure spiralée ou discöide d'élément chromatique dans les glandes salivaires des larves de Chironomus. La cellule. T. XXVII.
1912. ALVERDES, F. Die Entwicklung des Kernfadens in der Speicheldrüse der Chironomus-Larve. Zool. Anz. Bd. XXXIX.

Tafelerklärung.

Fig. 1 ist mit dem Zeichenapparat bei ZEISS Apochr. 16 mm und Compens.-Oc. 6 auf Objekttischhöhe gezeichnet.

Fig. 2—47 ist bei ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm und Compens.-Oc. 12 gezeichnet. Die Entwürfe für Fig. 2—7 wurden sodann auf das Doppelte vergrößert.

Fig. 48—59 sind bei ZEISS Apochr. 4 mm und Compens.-Oc. 12 gezeichnet. Sämtliche Figuren sind bei der Reproduktion um vier Fünftel verkleinert.

Tafel XV.

Fig. 1. Speicheldrüse der *Chironomus*-Larve. Übersichtsbild. Totalpräparat. Sublimat-Eisessig. Boraxcarmin.

Fig. 1*A*—*C*. Drei durch Fig. 1 konstruierte Schnitte. Fig. 1*A*: Tangentialschnitt *ab*. Fig. 1*B*: Querschnitt *cd*. Das Sammelbecken ist getroffen. Fig. *C*: Querschnitt *ef*. Es sind nur secretorische Zellen getroffen.

Fig. 2—7. Entwicklung des Kernfadens. PETRUNKEWITSCH. Boraxcarmin. 3 μ.

Fig. 2. Kern aus der Speicheldrüse einer ausschlüpfenden Larve. Fig. 3. Eine Woche später. Fig. 4. Zwei Wochen später. Es bilden sich achromatische Stränge aus, auf denen das Achromatin in Reihen angeordnet ist. Fig. 5. Zusammenschluß der Stränge. Fig. 6 und 7. Es ist ein Kernfaden vorhanden, der bereits eine deutliche Scheibenstruktur erkennen läßt.

Fig. 8. Der junge fertige Kernfaden. FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. 3 μ.

Fig. 9. Dasselbe bei einer etwas älteren Larve. FLEMMING. Anilinwasser-Safranin. 3 μ.

Fig. 10—12. Der Ansatz der Kernfadenenden am Nucleolus. Einbuchtungen des letzteren verlagern die Fadenenden in die Tiefe. FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. 3 μ. Fig. 10. Erste Eindellung. Fig. 11. Auftreten zweier Vacuolen im Nucleolus. Die Ansatzstelle des Fadens ist nicht getroffen. Fig. 12. Von den Ansatzstellen ist nur die eine zur Hälfte getroffen.

Fig. 13. Ein junger Ring. FLEMMING. HEIDENHAINS Hämatoxylin. 3 μ.

Fig. 14—18. Die Scheibenstruktur wird undeutlich; es bilden sich Spiralen aus. FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. 3 μ. Fig. 14. An den chromatischen Scheiben entstehen Fortsätze. Fig. 15 und 16. Die chromatischen Auswüchse gehen Verbindungen miteinander ein. Fig. 17 und 18. Es lassen sich deutliche Spiralenwindungen erkennen.

Fig. 19—32. Das Spiralenstadium; Fig. 19 und 20 FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin 3 μ. Die übrigen Figuren: FLEMMING. Anilinwasser-Safranin. 3 μ. Fig. 21—23. Die Doppelspirale ist wegen der ungünstigen Schnittführung schwer zu erkennen; es wird eine einfache Spirale vorgetäuscht.

Tafel XVI.

Fig. 24—29. Deutliche Doppelspiralen. Fig. 30—32. Kernfäden im Querschnitt.

Fig. 33—38. Neubildung der Spiralen in Scheiben. Flemming. Anilinwasser-Safranin. 3 μ. Fig. 33. Es bilden sich Auswüchse an den Spiralen. Fig. 34. Die Spiralen zerfallen in einzelne Umgänge. Fig. 35 und 36. Der Kernfaden zeigt eine deutliche Querstreifung. Fig. 37 und 38. Der Kernfaden besteht im großen und ganzen aus abwechselnden Scheiben.

Fig. 39—41. Definitiver Bau des Fadens bei der erwachsenen Larve. Flemming. Anilinwasser-Safranin. 3 μ. Fig. 40 und 41. Die breiten chromatischen Scheiben zerfallen in schmälere.

Fig. 42. Ausschnitt aus einem lebenden Kern; die chromatischen Scheiben erscheinen gekörnelt, die achromatischen bestehen aus einzelnen feinen Fäden. Anheftungsfäden verbinden die Kernfäden untereinander und mit der Kernmembran.

Fig. 43. Ansatz des spiralig gebauten Kernfadens an den Nucleolus. Flemming. Anilinwasser-Safranin. 3 μ.

Fig. 44. Bröckeliger Nucleolus. Es ist ein doppelter Ring vorhanden. Flemming. Anilinwasser-Safranin. 3 μ.

Fig. 45. Stark vacuolisierter Nucleolus. Flemming. Anilinwasser-Safranin. 3 μ.

Fig. 46. Der Kernfaden durchbohrt den Nucleolus und heftet sich an der Kernmembran an. Der Ring ist tangential getroffen. Flemming. Anilinwasser-Safranin. 3 μ.

Fig. 47. Der Kernfaden im Querschnitt. Der Ring ist getroffen. Flemming. Anilinwasser-Safranin. 3 μ.

Fig. 48 und 49. Dasselbe wie in Fig. 46. Flemming. Anilinwasser-Safranin. 10 μ.

Fig. 50. Ganzer Kern. Es ist ein doppelter Ring vorhanden. Gerinnsel (»Chromiolen«) im Kernlumen. Flemming. Anilinwasser-Safranin. 10 μ.

Fig. 51. Dasselbe wie in Fig. 50. Außer dem Gerinnsel finden sich stark gefärbte Kugeln im Kernlumen. Flemming. Anilinwasser-Safranin. 10 μ.

Fig. 52. Lebender Kern bei intensiver Beleuchtung und gleichzeitiger starker Abblendung. Hierbei treten im Kernlumen die stark lichtbrechenden Tropfen deutlich hervor.

Fig. 53. Nucleolus aus einem ungewöhnlich großen Kern, vom Kernfaden durchbohrt. Totalpräparat. Sublimat-Eisessig. Boraxcarmin.

Fig. 54. Kern auf dem Spiralenstadium. Totalpräparat. Sublimat-Eisessig. Boraxcarmin.

Fig. 55—59. Amitotische Kernteilung in den Drüsenzellen. Totalpräparate. Sublimat-Eisessig. Boraxcarmin.



Alverdes

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Alverdes.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen.

Von

Henrik Lundegårdh.

Mit 9 Textfiguren und Tafel XVII—XIX.

Inhalt.

Einleitung.

Die Lage des Problems der Kern- und Zellteilung ist gegenwärtig zum Teil eine wesentlich andre als vor dreißig Jahren. Damals galt es vor allem, ein allgemeines Schema der Teilungsvorgänge aufzusuchen und die fundamentalsten Erscheinungen bei der Fortpflanzung des Elementarorganismus zuverlässig zu beschreiben. Das Ergebnis dieser Bestrebungen ist sehr bedeutend geworden, indem wir jetzt wissen, wie die Kernteilung und Zellvermehrung bei einer großen Anzahl Formen vor sich geht, und über die wichtigsten Typen der Teilungsvorgänge gut unterrichtet sind.

Daher hat man auch begonnen, tiefer zu gehen, und tatsächlich beschäftigt sich die heutige Cytologie fast ausschließlich mit Detailfragen. Während die Hauptzüge der Zellteilung in großen Abteilungen des Pflanzen- und Tierreiches immer dieselben oder doch wesentlich dieselben sind, hat es sich gezeigt, daß die Ergebnisse über die Einzelheiten sehr häufig auseinander gehen. A priori wäre dies freilich nicht besonders überraschend, denn die Natur kleidet nicht selten verschiedene Dinge in ähnliches Gewand. Aber in diesem Falle will man sich gern etwas skeptisch stellen, zumal sich sogar verschiedene Schulen gebildet haben, die dieselben Erscheinungen in verschiedener Weise auffassen.

Eine nähere Betrachtung der Methodik und Theorie der Schulen oder der cytologischen Forschung überhaupt, wie sie jetzt getrieben wird, bringt aber an den Tag, daß allem Anschein nach die wesentliche Ursache der widersprechenden Ergebnisse eben in diesen Dingen liegt, indem sie nicht zuverlässig sind, oder den Forderungen der kausalen Forschung nicht entsprechen. Daß die Methodik mangelhaft ist, muß allerdings als am meisten bedauerlich betrachtet werden, denn die Fortschritte derselben gehen immer sehr langsam und fordern sehr viel und häufig vergebliche Arbeit, nach meiner Meinung kann man sich aber mit einer unvollständigen Methodik ziemlich weit helfen, falls man nicht mehr von ihr begehrt, als was sie zu leisten imstande ist. Das hat man aber häufig getan.

Allein es ist unrichtig, zu behaupten, daß die Fixierungsmittel (auch die besten) die lebende Struktur so vollständig erhalten, daß man an fixierten und gefärbten Präparaten Einzelheiten nachforschen könnte, die man niemals im Leben gesehen hat. Denn die Erfahrung lehrt, daß alle Fixierungsmittel Artefakte hervorrufen, daß sie alle zwar einen gewaltsamen und schnellen Tod herbeiführen, aber dennoch sehr viel zu grob und derb in den feinen Zellmechanismus eingreifen. Kann man einen direkten Vergleich zwischen lebenden Zellen und gut fixierten anstellen, wird man finden, daß sogar so relativ grobe Strukturen wie die Chromosomen und Nucleolen immer mehr oder weniger alteriert werden. Um so mehr muß dies der Fall mit der Innenstruktur dieser Bildungen sein. Jedenfalls ist es nicht bewiesen, daß die »Chromomeren« oder die »Spindelfäden« wirklich dergleichen Dingen in der lebenstätigen Zelle entsprechen.

Die Quelle aller unserer Erfahrungen über Zellstruktur muß die lebende Zelle sein. Und die Zuverlässigkeit der Angaben der Grundleger der Lehre von der Zellteilung, namentlich derjenigen Flemmings, liegt zum großen Teil darin, daß sie ein berechtigtes Mißtrauen gegen das

ideale Konservierungsvermögen der gebräuchlichen Fixierungsmittel hegten und daher immer bei ihren Untersuchungen auf das lebende Material zurückgegriffen haben.

Aber noch betreffs einer andern Sache war die ältere Cytologie häufig der jetzigen überlegen. Man theoretisierte nicht so viel. Man soll mich nun nicht derart mißverstehen, als ob ich alles Theoretisieren a priori hier für unangebracht hielte. Dies wäre lächerlich, denn was die Wissenschaft macht, ist ja eben die Theorie. Aber eins ist es, das Wesentliche mehrerer Tatsachen herauszugreifen, um sie zu einem Ganzen zu verbinden, ein anderes ist es, Annahmen und Anknüpfungen zu machen, wo solche nicht im Interesse des Ganzen notwendig oder zweckmäßig sind. Denn Ähnlichkeiten gibt es viel, daraus folgt aber nicht, daß alles, was in ähnlicher Weise aussieht, unmittelbar zusammengehört, und maßgebend für das Theoretisieren ist keineswegs, gewisse Ähnlichkeiten nach habilster Art aneinanderzureihen, sondern das Wesentliche der Erscheinungen aufzusuchen und es zusammenzubringen.

Und die bedeutende Entwicklung der chemischen Physiologie deutet darauf hin, daß eine Theorie, die in kleine morphologische Zellteile (Pangene) das Wesen des Lebens verlegen will, nichts Wesentliches enthält, d. h. man hat bei dieser Theorie allzuviel morphologische Vergleichspunkte herangezogen und die große Bedeutung des Stoffwechsels übersehen. Und auch nicht als Arbeitshypothese kann die Pangentheorie aufrecht erhalten werden, denn es hat sich herausgestellt, daß die Zellstrukturen keineswegs immer, im Gegenteil sehr selten, aus granulis aufgebaut sind. Auch die Theorie vom Kern als Vererbungsträger hat für die cytomorphologische Forschung keinen Wert mehr als Arbeitshypothese, seitdem schon die mikrochemische Forschung gezeigt hat, daß das Caryotin eine chemisch sehr komplizierte Substanz ist, woraus folgt, daß ihre morphologischen Transformationen immer von großem Interesse sein müssen.

Daß ich die üblichen Vererbungstheorien hier anführe, geschieht nicht, um ihre allgemeinen Mängel aufzuweisen, denn dies ist schon andernorts geschehen, sondern ich nenne sie hier, weil sie mehrere Jahre hindurch mit der cytologischen Forschung eng verknüpft worden sind und ihre Entwicklung vielfach in spezieller Richtung beeinflußt haben. Und dieser Einfluß ist nicht immer vorteilhaft gewesen. Denn es leuchtet ein, daß Theorien, die das größte Gewicht auf morphologische Tatsachen legen, vorwiegend morphologisch gerichtete Studien anregen, und daher kommt es, daß wir über die Physiologie der Zellteilung sehr wenig unterrichtet sind, während die morphologische Untersuchung derselben sehr weit getrieben worden ist.

An sich wäre wohl dies nur erfreulich, denn die Erkenntnis der morphologischen Transformationen des Caryotins und Plasmas ist ein wichtiges Komplement der mehr kausal getriebenen Forschung. Aber hier haben leider die Mängel der Methodik tiefe Spuren hinterlassen. Denn bei der falschen Voraussetzung, daß die »guten« Fixierungsmittel die meisten Einzelheiten des mikroskopischen Bildes naturgetreu erhalten, sind unter dem Druck theoretischer Vorstellungen häufig Angaben hervorgegangen, die nicht zuverlässig sind. Und daher begegnet man in der cytologischen Literatur so häufig ganz verschiedenen Angaben über dieselben Erscheinungen.

Soll das Erforschen der Zellteilung mehr kausal getrieben werden, ist es eine unerläßliche Vorbedingung, daß es von morphologisch ausgedachten Vererbungstheorien fern gehalten wird, und daß vielmehr die morphologischen Ergebnisse mit physiologischen Tatsachen zusammengebracht werden.

Und die Sucht nach Tatsachen soll uns nicht verleiten, ein allzu großes Vertrauen für die gebräuchlichen Fixiermittel zu hegen. Wer ein wirklich gutes Fixiermittel erfindet, der hat wahrlich etwas Großes geleistet. Aber vielleicht soll es uns niemals gelingen, einen Todeszustand der Zelle hervorzubringen, der dem Leben völlig (morphologisch) ähnelt. Jedenfalls sind wir derzeitig weit vom Ziele entfernt. In der Tat wagt man keine weit getriebene Detailanalyse an fixierten Präparaten, diese mögen noch so gut erhalten sein, anzustellen. Schon die Längsspaltungen der Chromosomen können, wie wir im folgenden sehen werden, verschleiert oder verwischt werden, und Verlagerungen der Strukturteile treten wohl immer ein.

Die Tragweite der cytologischen Methodik ist daher notwendig begrenzt, und wir sind nicht imstande, z. B. über die feinere Struktur der Chromosomen mehr Aufklärung zu bekommen, als was das Studium des lebenden Materials leistet. In gewissen Fällen, z. B. betreffs des Verhaltens der Nucleolen in der Prophase, sind wir ausschließlich auf dieses verwiesen, weil kein Fixiermittel die Gestalt der Prophasenucleolen zu erhalten vermag.

Das Erforschen der Morphologie der Zellteilung muß daher zurzeit vergleichend getrieben werden, indem man vom Studium des lebenden Materials ausgeht und mit diesem das in verschiedener Weise fixierte und gefärbte Material vergleicht.

Wir haben es schon erwähnt, und es wird sich in der folgenden Darstellung bestätigen, daß die mikroskopische Analyse der Zellstrukturen bei der Kernteilung nicht so weit gehen kann, wie es die Instrumente

erlauben würden. Dies mag entmutigend erscheinen, aber da wir doch die vorwiegend morphologisch ausgedachten Vererbungstheorien verlassen haben, liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß z. B. die Chromosomen eine besondere, feinere Struktur hätten, bzw. aus »Chromomeren« »Pangenosomen« aufgebaut wären. Die Teilungsvorgänge der Chromosomen lassen sich verständlich machen, auch wenn sie homogen wären oder jedenfalls dieselbe Konsistenz und physikalische Zusammensetzung hätten, wie nichtorganisierte, geleeartige Substanzteile. Überhaupt ist es kaum wahrscheinlich, daß die organischen, lebenden Bildungen bis ins Unendliche eine specifische Vitalstruktur besitzen. Es läßt sich eher vermuten, daß die lebenden Strukturen unterhalb einer gewissen Grenze nicht anders beschaffen sind, wie tote organische Stoffe. Und die allgemeine Zellularphysiologie fordert gar nicht die Annahme von »Pangenen«, »Biophoren«, »Chromomeren« usw., um die morphologischen Veränderungen des Caryotins und des Plasmas einigermaßen verständlich zu machen. Vielmehr scheint sie uns zu lehren, daß die rätselhaften Lage- und Gestaltveränderungen der lebenden Strukturen durch das Zusammenwirken der Organe und Funktionen in der Zelle zustandekommen, während die Pangentheorie die Lösung dieser Probleme in die innere hypothetische Struktur der sich verändernden Bildungen verlegt und also das Rätsel, anstatt es zu lösen, in eine unzugängliche und hypothetische Mikrostruktur verschiebt.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß es für das Verständnis der Teilungserscheinungen ebenso wichtig oder auch wohl wichtiger sein kann, diejenigen Lage- und Strukturveränderungen des Caryotins genau kennen zu lernen, die sich wenigstens z. T. schon im Leben beobachten lassen, als die mikroskopische Analyse immer weiter und weiter zu treiben versuchen, zumal die Methodik ein solches Vordringen unsicher macht. In der Tat kann man bei sorgfältiger Analyse lebender Objekte ziemlich feine Strukturdifferenzen feststellen, so daß durch Kombination verschiedener Methoden ein sicherer Aufschluß z. B. über so relativ minutiöse Vorgänge wie die Längsspaltungen der Chromosomen zu gewinnen ist.

Das Ziel der morphologischen Analyse der Zell- und Kernteilung ist, eine zuverlässige Beschreibung der dabei stattfindenden Lage- und Strukturveränderungen zu geben, damit sodann die physiologische Analyse an diese Angaben anknüpfen kann. Denn was wir vor allem erstreben oder erstreben sollen, ist eine befriedigende Theorie über die Mechanik der Kern- und Zellteilung. Und eine solche Theorie muß etwas wesentlich andres als eine Theorie über Entwicklungsvorgänge des ganzen mehrzelligen Organismus werden. Das ersieht man schon daraus,

daß die Kernteilung ein völlig reversibler Vorgang ist, die keine dauerhaften Spuren in der Organisation der Zelle nach sich läßt. Dies deutet darauf hin, daß bei der Teilung in der Zelle Kräfte im Spiele sind, die bei der Ontogenese des zellularen Organismus wenigstens nicht direkt beteiligt sind. Wie ich es an anderer Stelle hervorgehoben habe (1912 a), dürften bei den interzellularen Vorgängen Oberflächenspannungs-, chemotaktische und elektrische Ladungsverhältnisse eine entscheidende Rolle spielen. Und auch das morphologische Material, das bei diesen Vorgängen das Spiel der Kräfte abspiegelt, ist etwas anders beschaffen als das Baumaterial des Gesamtorganismus, indem es in demselben Milieu einen ganzen und reversiblen Formenkreis durchmachen kann. Die morphologischen Vorgänge in der Zelle sind m. a. W. sehr innig mit den chemischen oder Stoffwechselvorgängen verbunden, viel inniger als bei dem Gesamtorganismus. Daher ist auch das Studium der Morphologie der Zelle unerläßlich für das physiologische Studium der Zellerscheinungen. Und daher kann man schon durch ein genaues Erforschen der Lage- und Strukturveränderungen in der Zelle, z. B. bei der Caryokinese und Cytokinese, einen gewissen Einblick in die treibende Organisation bekommen, da doch das Protoplasma den allgemeinen Gesetzen für Flüssigkeiten oder geleeartige Körper gehorcht.

Hinsichtlich der Nomenklatur habe ich, wie in der vorläufigen Mitteilung (1910 a), mit dem Namen Caryotin diejenige Substanz des Zellkerns belegt, die in der Prophase zu Chromosomen entwickelt wird. An andrer Stelle (1912 b) wurde es erörtert, warum ich diesen neuen Namen vorgeschlagen habe, und wie der Begriff Caryotin an lebenden und fixierten Kernen verstanden werden wird. Die Ungeeignetheit der bisher benutzten Termini »Chromatin« und »Linin« oder »Achromatin« geht aus den folgenden vergleichenden Untersuchungen hervor.

Bei einer detaillierten Analyse des sog. Ruhekerns hat es sich gezeigt, daß die Konfiguration des Caryotins verschieden ist, wenn der Kern soeben in den Ruhezustand getreten oder wenn er lange darin geblieben ist. Es schien daher geeignet, den Zwischenzustand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen mit einem besonderen Namen zu belegen. Ich bezeichne ihn wie eine Interphase, und spreche erst bei langer Interphase von einer typischen Ruhe des Kerns.

Methoden.

Die wichtigsten Objekte für die vorliegende Untersuchung wurden so eingehend wie möglich im lebenden Zustand analysiert. Über die dabei

erhaltenen Ergebnisse habe ich andernorts berichtet (1912 c). Es leuchtet ein, daß das Verhalten des lebenden Materials eine Richtschnur für das Beurteilen der fixierten Präparate sein soll, und in der folgenden Darstellung bin ich so viel wie möglich vergleichend verfahren. Dies gilt auch für die benutzten Fixierungsmittel, da sie doch häufig eine specifische Einwirkung haben und nicht ganz übereinstimmende Resultate geben.

Eine direkte Verfolgung der Art der Einwirkung der Fixierungsmittel auf die Struktur des lebenden Kerns, bzw. der Kernteilungsfigur, ist bei den von mir benutzten Objekten zumeist nicht tunlich. Denn ich mußte Schnitte verwenden, die demnach immer auf beiden Seiten von zerschnittenen und alterierten Zellen begrenzt werden, woraus folgt, daß bei der geringeren Durchsichtigkeit der Strukturen im fixierten Zustande zuverlässige Beobachtungen über die Veränderungen beim Eindringen des Fixiermittels sich nicht anstellen lassen.

Selbstverständlich hat man daher die Naturgetreuheit der Fixierungsbilder auf indirektem Wege zu beurteilen. In der folgenden Darstellung werden wir deshalb, gleichzeitig mit der Angabe der morphologischen Befunde, auch die Wirkungsweise der gebräuchlichen Fixierungsflüssigkeiten bekannt machen. In Betracht der hohen Bedeutung der Präparationsmethoden für die cytologische Forschung habe ich auch in einer besonderen Arbeit dieselben theoretisch diskutiert (1912 b).

* * *

Zur Fixierung wurden ausschließlich schon bekannte und gebräuchliche Fixierungsflüssigkeiten verwendet und zwar folgende:

FLEMMINGsche Flüssigkeit. Schwächere Mischung:

Chromsäure	2 g
Essigsäure	6 g
Osmiumsäure 1% Lösung	15 ccm
Wasser	200 ccm

HERMANNsche Flüssigkeit:

Platinchlorid 1% Lösung	15 Teile
Eisessig	1 „
Osmiumsäure 1% Lösung	8 „

MERKELsche Flüssigkeit:

Chromsäure 1% Lösung .	100 Teile
Platinchlorid 1% Lösung	100 „
Wasser	600 „

CARNOYsche Flüssigkeit:

Alkohol abs.	6	Teile
Chloroform	3	,,
Eisessig.	1	,,

KAISERsche Flüssigkeit:

Sublimat	3	g
Eisessig.	1	,,
Wasser	100	,,

TELLYESNICZKYsche Flüssigkeit[1]):

Kaliumdichromat . .	3	g
Essigsäure	5	ccm
Wasser	100	,,

ZENKERsche Flüssigkeit:

Wasser	100,0	g
Sublimat	5,0	,,
Kaliumdichromat . .	2,5	,,
Natriumsulfat . . .	1,0	,,
Eisessig	5,0	,,

Zum Färben wurde HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin, FLEMMINGS Safranin-Gentianaviolett-Orange G (S.-G.-O.) oder nur Safranin-Gentianaviolett sowie Fuchsin-Toluidinblau benutzt.

Die Schnittdicke betrug meistens 5 μ, seltener 2 μ[2]). Wenn es sich um die Zählung der Chromosomen und Caryosomen handelte, wurde zumeist eine Schnittdicke von 14 μ verwendet.

Das Material vorliegender Untersuchung ist vor allem Wurzelspitzen gewesen. Sie wurden in feuchten Sägespähnen wachsenden Keimpflanzen entnommen und in kurzen Stücken (1,5—6 mm) in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Bisweilen wurden sie vorher auch halbiert.

A. Spezieller Teil.

Kap. I. Ruhezustand und Interphase.

Abschnitt I. Allium cepa.

§ 1. Allgemeines über das Kerngerüst bei Allium.

FLEMMING-Material. Die ruhenden Kerne oder Interphasen im Kalyptrogen und in der Teilungszone der Wurzelspitzen besitzen zumeist

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII. 1898. S. 242.

[2]) Dabei wurde das Mikrotommesser nach einem von MOLL (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie Bd. IX, S. 455) angegebenen Verfahren geschliffen.

ein gleichförmiges Kerngerüst. In dem FLEMMING-fixierten Material ist dieses fädig-körnig-gerinnselig und nimmt mit HEIDENHAINS Färbungsverfahren oder Safranin-Gentianaviolett-Orange einen gleichförmigen Farbenton an. Die wahre Struktur dieses feinen Gerüstwerks ist sehr schwierig genau zu schildern und abzubilden. Ich habe in Fig. 2, Taf. XVII, die in einem optischen Schnitt durch einen solchen Kern zu beobachtenden Fäden, Körner und Gerinnselstrukturen möglichst genau gezeichnet. Wenn man das Präparat vor Augen hat, erscheinen die betreffenden Kerne wohl dichter und gleichmäßiger gebaut, eine Detailanalyse dürfte aber in den meisten Fällen ein ähnliches Ergebnis wie diese Figur geben. Die Fäden sind, gemäß ihrer Dicke, schwächer oder stärker gefärbt, die Körner sind immer dunkel, und die unbestimmten Massen, worin sie zuweilen eingebettet liegen, nehmen die Farbe nur schlecht an, was mit ihrer lockeren, feinfädigen oder schwammartigen Struktur zusammenhängen dürfte. In Fig. 2 sieht man links bei dem linken Nucleolus ein solches blasses Schwammgerüst, in welchem eine Anzahl gefärbter Körner liegen. In Safranin-Gentianaviolett nehmen wohl die Körner meistens einen bläulichen Farbenton an, und jedenfalls wird das Gesamtbild des Gerüstes bunter und mehr schimmernd. Ausdrücklich sei betont, daß die Figur 2 nach einem Kern gezeichnet ist, der sich in einem ausgezeichnet gut fixierten Präparat befand. Demnach ist wohl eine gleichförmigere Struktur, als die eben geschilderte, niemals in den Ruhekernen anzutreffen.

Vergleicht man nun das Aussehen dieses Kernes mit dem entsprechenden Stadium im Leben (1910a, Fig. 1*a*, S. 182, 1912c, Textfig. 1, Fig. 1, Taf. II), bekommt man sogleich den Eindruck, daß der fixierte Kern dünnere Fäden, kleinere Körner und überhaupt eine in den Einzelheiten unregelmäßigere Struktur wie der lebende Kern enthält. Aus der fortwährend im großen ganzen gleichmäßigen Verteilung der Strukturen kann man jedoch entnehmen, daß das Fixierungsmittel schnell und gleichförmig gewirkt hat. Ich habe in einigen Fällen den Vorgang unter dem Mikroskop verfolgen können, und größere Umordnungen schienen wirklich dabei nicht einzutreten (ich spreche fortwährend von der FLEMMINGschen Flüssigkeit).

Es scheint mir aber, als ob im einzelnen die Caryotinelemente kontrahiert und deformiert würden. Der optische Schnitt des lebenden Kerns weist ja auch einen dichteren Bau als derjenige des FLEMMING-kerns (Fig. 2, Taf. XVII) auf. Mit dieser allgemeinen Feststellung der Zusammenziehung und Detailalteration der Caryotinelemente ist aber nichts über den wirklichen Verlauf der Veränderungen ausgesagt, und er läßt

sich wohl niemals genau präzisieren. Es läßt sich also nicht sagen, ob die Fäden in Fig. 2 Artefakte sind; jedenfalls kann man im Leben keine solchen Fäden entdecken, was wohl aber darauf beruhen könnte, daß das Caryotin hier sehr blaß und der Bau des Kerns sehr dicht ist. Auch kann nicht gesagt werden, ob die Körnchen in Fig. 2 fixierte Caryotintröpfchen darstellen, oder ob sie Ausfällungsgranula sind, und dasselbe gilt für das blasse Schwammgerüst. Ebenso steht die Frage offen, ob die erwähnten Strukturen z. T. Ausfällungen aus der Kerngrundflüssigkeit darstellen, oder ob sie ausschließlich Gerinnungsprodukte des Caryotins sind. Wir können hier nur feststellen, daß die Konfiguration des Caryotins bei der Fixierung eine andere wird, ohne daß seine Massenverteilung größere Veränderungen erleidet.

Eine Doppelheit oder Paarigkeit der Fäden oder Körner kommt in den Ruhekernen im allgemeinen nicht zum Vorschein. In Fig. 2 sehen wir freilich ein Paar parallele Fäden, es kann sich hier aber sehr wohl um ein zufälliges Zusammentreffen handeln.

Die Nucleolen kommen meistens in Zweizahl vor. Aus den morphologischen Beziehungen zwischen Nucleolus und Gerüstwerk kann man deutlich ersehen, welchen andern Charakter der fixierte Kern im Gegensatz zu dem lebenden hat. Im Leben lehnt sich das Caryotingerüst sehr dicht und gleichförmig den Nucleolen an. In Fig. 2, Taf. XVII, liegen die Nucleolen freier und sind von einem unregelmäßigen Gerüst umgeben. Offenbar treten bei der Fixierung durch die Kontraktion und das Festwerden der morphologischen Elemente bedeutende Spannungen und Verzerrungen ein, die den engen Zusammenhang zwischen Nucleolen und Caryotinnetz aufheben. Die Nucleolen, die im Leben immer rund und zierlich geformt sind, können im fixierten Zustand rauh und unregelmäßig werden.

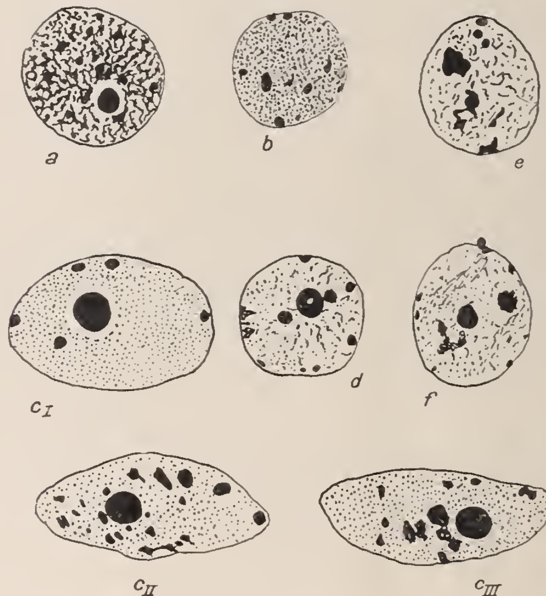
In anderer Weise fixiertes Material. Sind die Veränderungen, die die feinere Struktur des Caryotingerüstes durch die Flemmingsche Flüssigkeit erleidet, keineswegs unbedeutend, kann man jedoch sagen, daß der Kern im Vergleich mit in andern Flüssigkeiten konservierten Kernen seine Struktur im großen ganzen recht gut erhält. Der jetzt geschilderte Typus der Ruhekerne, d. h. diejenigen, die ein gleichmäßiges Gerüst ohne besondere Knoten und Klumpen besitzen, erscheinen zwar in Merkel, Kaiser, Zenker, Tellyesniczky ebenfalls gleichförmig gebaut, das Gerüst weist aber kaum die zierliche Struktur wie im Flemmingpräparat auf. Außerdem färbt es sich, besonders nach Fixierung in den drei letztgenannten Flüssigkeiten, meistens nicht gut, sei es, daß

es zum Teil aufgelöst wird, oder daß es kein gutes Adsorptionsvermögen besitzt. Auch können wohl im Entwässerungsalkohol Ausfällungen zustandekommen.

§ 2. Der typische Ruhekern bei Allium.

Diejenigen Ruhekerne, die wir typisch nennen, z. B. diejenigen in der Wurzelhaube, welche eine geraume Zeit zu ihrer Rekonstruktion zur Verfügung gehabt haben, besitzen in der Regel, außer dem erwähnten

Textfig. 1.



Kerne aus der Wurzelhaube von *Allium cepa*. *a* Flemmingsche, *b* Merkelsche, *c* Tellyesniczkysche *d* Zenkersche, *e* Kaisersche, *f* Carnoysche Flüssigkeit.

gleichförmigen Gerüst, unregelmäßige, stark gefärbte Klumpen, die wie Caryosomen[1]) aussehen. Da aber, wie vorhin erwähnt, das Gerüst nur im Flemmingmaterial gut hervortritt, bekommen diese Kerne in den in verschiedener Weise fixierten Präparaten ein recht verschiedenes Aussehen. In Textfig. 1 habe ich Kerne aus der Wurzelhaube bei verschiedener Fixierung etwas schematisch wiedergegeben. Wie man sieht, ist das Gerüst in dem Flemmingmaterial am stärksten hervortretend (Fig. 1*a*) und am meisten fädig gebaut. Die Klumpen treten hier weniger

[1]) Über diesen Begriff vgl. 1910a S. 184 und 1912b S. 272.

deutlich hervor, man sieht jedoch, daß sie da sind. In Merkel wird das Gerüst schon körniger fixiert, die Caryosomen sind viel deutlicher hervortretend und hängen nicht mit dem Gerüstwerk zusammen (1 *b*). Nach Fixierung in Tellyesniczky (1 *c*) und Zenker (1 *d*) färbt sich das körnig-schwammige Gerüst durchgehends schlecht, während die Caryosomen scharf hervortreten. Die Kerne in Textfig. 1 c_{I}—c_{III} lagen in einem 14 μ dicken Schnitt, sie sind daher ganz. Wie man sieht, besitzen die Caryosomen eine sehr wechselnde Zahl. In 1 c_{I} sind es deren 5, in c_{II} etwa 23 und in c_{III} etwa 11—12. Die Chromosomenzahl bei *Allium cepa* ist 16. Einzelne Kerne sind ganz ohne Caryosomen. Es ist aber zu bemerken, daß die Färbung dabei eine gewisse Rolle spielt, indem bei der Entfärbung die kleineren oder weniger gut adsorbierenden Teile des Gerüstes zuerst erblassen. Textfig. I *e* gibt einen in Kaiser fixierten Kern wieder. Das Gerüst ist hier grob schwammartig oder gerinnselig und die Klumpen sind unregelmäßig und teilweise verschmolzen. Noch unbefriedigender sehen die in Carnoy fixierten Kerne aus. Das Gerüst ist in denselben auch unregelmäßig und die Nucleolen unscharf (Textfig. 1 *f*).

Oben fanden wir, daß das Gerüst, wie es in Flemmingpräparaten hervortritt, im einzelnen kaum die lebende Struktur getreu wiedergibt. Wir waren aber nicht imstande zu sagen, in welchem Grade Deformationen und Niederschläge wirklich darin vorkommen. Ebensowenig können wir uns mit Sicherheit über die Naturgetreuheit des Kerngerüstes bei den andern Fixierungen äußern.

Allem Anschein nach haben wir aber die Flemmingpräparate als die besten anzusehen. Die gefärbten Kerne in diesen Präparaten ähneln den lebenden auch darin, daß keine scharfe Sonderung zwischen Gerüst und Caryosomen zu beobachten ist; alles färbt sich gleich stark. Nur in diesen Präparaten können auch die Anfangsstadien der Spirembildung verfolgt werden, die feinen Unterschiede in dem speziellen Charakter des Caryotingerüstes treten mit andern Worten gut hervor.

Eine andere Frage ist nun diese: Sind die schwarzen Klumpen oder Caryosomen präformiert oder nicht? Durch direkten Vergleich läßt sich dies kaum entscheiden, denn das Caryotingerüst ist im Leben so dicht und blaß, daß Klumpen, die weder keine besondere Größe, Gestalt oder Struktur noch besonderes Brechungsvermögen besitzen, sogar bei scharfer Beobachtung sehr wohl übersehen werden können. In den lebenden typischen Ruhekernen aus der Wurzelhaube sind nicht alle Tröpfchen oder Knoten gleich groß. Viele der kleineren Klumpen oder Knoten im Flemmingpräparat (Textfig. 1 *a*) können vielleicht unmittelbare Gerinnungsprodukte

kleiner lebender Tröpfchen vorstellen. Bei den größeren Klumpen wird aber das Urteil unsicherer. Es läßt sich offenbar denken, daß sie zum Teil durch Verklebung der kleineren Tröpfchen oder Zusammenziehung der Maschen oder Waben entstanden wären. Für ihre Präformation spricht aber der Umstand, daß sie die Maschen des Gerüstes auszufüllen scheinen, daß m. a. W. keine Zeichen einer Zusammenziehung oder Verklebung sich besonders bemerkbar machen, und daß man nach allen Fixierungsmethoden solche Klumpen sieht. Daß sie reine Ausfällungsprodukte wären, kann nicht behauptet werden. Eine besondere Bedeutung dürfte jedenfalls diesen Klumpen nicht zukommen, denn sie treten ja in sehr wechselnder Zahl auf. Dagegen machen sie wohl eine Äußerung des allgemeinen Lokalisierungsbestrebens des Caryotins aus.

In Kaiser und besonders in Carnoy wird der Kerninhalt offenbar sehr alteriert, wie man es aus Textfig. 1*e* und *f* ersieht. Auch in Tellyesniczky und Zenker dürften Verklebungen der einzelnen Klumpen nicht selten sein. Außerdem wirken diese Flüssigkeiten wohl zum Teil auflösend, denn der Zusammenhang zwischen den Caryosomen und dem Gerüstwerk geht hier verloren (vgl. die Figuren). Der Zufall entscheidet wohl dabei, welche Teile des alterierten Gerüstes erhalten werden und wie viele Caryosomen hervortreten. In derselben Richtung wirkt wohl auch die Färbung, so daß, allgemein gesagt, nicht alle Caryosomen für präformiert gehalten werden sollen.

In Heidenhain werden die Klumpen — wie vorher erwähnt — schwarz gefärbt. In gut gelungenen Safranin-Gentianaviolett-Orangepräparaten werden sie violett, während sich das Gerüst gelblich und die Nucleolen rot färben. In allen Fixierungsflüssigkeiten, außer Flemming und vielleicht Hermann, werden aber die feineren Teile des Caryotingerüstes entweder aufgelöst und dann aufs neue gefällt oder auch in andrer Weise grob alteriert, so daß die Caryosomen abnorm scharf hervortreten. Es dürfte sich also hier in vielen Fällen nicht nur um die stärker gefärbten Knotenpunkte des gleichförmigen Gerüstes (außer vielleicht in Flemming-Präparaten; vgl. Textfig. 1*a*), sondern um vor Deformation oder Auflösung bewahrte Teile desselben handeln. Betreffs der Färbung ist außerdem zu bemerken, daß die Maschen des Gerüstwerks bei der Überfärbung ganz mit Farbe angefüllt werden können, die bei der Differenzierung lange behalten wird, wodurch dann Caryosomen vorgetäuscht werden können. Dies dürfte jedoch nur bei Flemming oder Merkel, wo das Gerüst die Farbe gut annimmt und behält, zu befürchten sein. Bei dem S.-G.-O-Verfahren dürfte dergleichen gar nicht in Frage kommen.

Die bisher besprochenen Kerne waren typische Ruhekerne. Fassen wir das über sie Gesagte zusammen, so besitzen sie ein gleichförmig verteiltes Caryotingerüst, in dem auch größere Caryotinklumpen vorkommen können. Besonders will ich betonen, daß bei guter Präparation (bes. Flemming) das Gerüst und die Klumpen in gleichem Grade die Farbe annehmen (bei der Entfärbung erblassen natürlich die feineren Teile zuerst); sie scheinen auch im Leben aus ganz derselben Substanz zu bestehen. Das Aussehen der Kerne in Tellyesniczky, Zenker, Kaiser und Carnoy darf also nicht als ein Beweis für das Vorhandensein zweier Kernsubstanzen (Linin und Chromatin) oder zweier Caryotinarten angeführt werden. Dagegen können ebendieselben Flüssigkeiten in spezieller Richtung verwendet werden, wenn es auf Demonstration von Caryotinklumpen ankommt. Es ist ja bekannt, wie die Prochromosomenforscher mit Vorliebe solche Flüssigkeiten benutzt haben. Dabei soll aber immer ihrer auflösenden und alterierenden Wirkung gedacht werden.

§ 3. Der Kern in Interphase.

In der Teilungszone sieht man — wie vorher erwähnt — häufig Kerne, die nur ein gleichmäßiges Gerüstwerk, aber keine besonders hervortretenden Caryosomen enthalten (vgl. Fig. 2, Taf. XVII). Solche Kerne beobachtet man auch im Kalyptrogen, aber besonders in Zellreihen, die mehrere Teilungsfiguren oder -zustände führen. Schönen Exemplaren begegnet man in der Epidermis, in den äußersten Periblemschichten und in den großen zentralen Zellen des Pleroms. Offenbar handelt es sich hier um Interphasen.

Aber in der Teilungszone liegen auch häufig Kerne, die außer dem gleichförmigen Gerüstwerk Klumpen enthalten. Diese Kerne sehen in vielen Fällen etwa wie die typischen Ruhekerne der Wurzelhaube aus, meistens erhalten sie aber einen besonderen Charakter dadurch, daß die Klumpen langgestreckt sind, während sie in jenen Kernen mehr oder weniger isodiametrisch waren.

In Fig. 1 und 3, Taf. XVII, habe ich zwei solche Kerne abgebildet. Fig. 1 stellt eine Periblemzelle dar, Fig. 3 ist auch einer gleichen Zelle entnommen. Das Kerngerüst ist — wie man sieht — im großen ganzen etwas lockerer wie in Fig. 2. Die Klumpen sind an Fäden aufgehängt, sind meistens länglich und von einer Längslichtung durchzogen, die eine Längsspaltung vorstellen kann. Häufig sind die Klumpen oder Schlingen an einer Stelle des Kerns, sei es in der Mitte oder seitlich angesammelt.

Da diese Kerne in Zellreihen liegen, die eine lebhafte Vermehrung ihrer Elemente aufweisen, müssen sie als Interphasen betrachtet werden.

Die länglichen Klumpen oder Schlingen können daher sowohl unaufgelöste Teile von Chromosomen wie beginnende Spiremfäden vorstellen.

Die Figuren 1 und 3, Taf. XVII, beziehen sich auf ein hämatoxylingefärbtes Flemmingpräparat. In andern Fixierungsflüssigkeiten werden diese Stadien in einer Weise fixiert, die dem vorher beschriebenen Verhalten der typischen Ruhekerne entspricht. Das Gerüstwerk erscheint also blaß und verworren, die Klumpen oder Schlingen treten schärfer hervor. Die Kerne werden, wie man es ausdrücken kann, schematisch wiedergegeben.

Durch den erwähnten Umstand, daß in diesen Fixierungsflüssigkeiten die feineren Strukturen, sei es durch Auflösung mit nachfolgender Wiederausfällung, sei es durch anderweitige Alteration, zerstört werden, verändern sich hier auch die jungen Prophasen in der Weise, daß die stärksten Teile der dünnen Spiremfäden erhalten bleiben, während die feineren Teile ebenso wie das Gerüstwerk des Ruhekerns zerstört oder für die Farbe weniger empfänglich gemacht werden, woraus denn ein Bild resultiert, das den obigen Ruhekernen mit länglichen Klumpen ähnelt. Daher bekommt man an solchen Präparaten den falschen Eindruck, daß die Ruhekerne sehr zahlreich, die Prophasekerne weniger zahlreich wären. In den Flemmingpräparaten hingegen erblickt man alle Übergänge zwischen Ruhekernen und Spiremstadien, alles wird hier auch gleich stark gefärbt. Offenbar sind aber die jungen Spiremstadien sehr empfindlich, so daß auch hier wohl Alterationen vorkommen können, die aus einem frühen Prophasekern einen Ruhekern wie in Fig. 1 und 3 machen. Sicheres läßt sich hierüber kaum ermitteln, denn die Flemmingsche Flüssigkeit ist nun diejenige, die sich für die Prophase am besten bewährt, und man kann solche Kerne, wie die eben genannten, nicht an lebendem Material auffinden. Auch hier setze ich dies — wenigstens z. T. — mit der größeren Dicke der lebenden Strukturen und ihrer großen Blässe, die einen Einblick in sie kaum zuläßt, in Verbindung. Übrigens bin ich überzeugt, daß ein Kern, wie derjenige in Fig. 3, im Leben häufig mit einem frühen Prophasestadium verwechselt wird, sofern man ihn nicht einfach für einen Prophasekern halten soll. Die Interphasen können offenbar ebensowohl der Prophase wie der Telophase angehören, echte Ruhekerne sind sie jedenfalls nicht.

Nicht alle Interphasen in der Teilungsregion sehen aber wie Fig. 1 und 3, Taf. XVII, aus. Wie oben erwähnt kommen auch Kerne mit gleichförmig verteiltem Caryotin vor, und die Maschenweite und Fädendicke kann in den einzelnen Fällen variieren, so daß die Kerne ein, jedoch

innerhalb enger Grenzen wechselndes, Aussehen bekommen. Unsre Technik erlaubt es nicht, die kleinen Zeitdifferenzen zwischen diesen Varianten genauer zu präzisieren.

§ 4. Diskussion der Literatur über die Alliumkerne.

Die Wurzelspitzen von *Allium cepa* sind ein beliebtes Objekt für cytologische Untersuchungen gewesen. Solche sind bei diesem Objekt u. a. von Schaffner (1898), Němec (1899), Merriman (1904), Grégoire (1906) und Bonnevie (1908) ausgeführt worden.

Die Resultate, zu denen diese Verfasser gekommen sind, sind nicht eindeutig. Auch hat keiner von ihnen lebendes Material untersucht.

Betreffs der Ruhekerne unterscheiden sie zumeist zwischen typischen Ruhekernen, d. h. solchen, die sich außerhalb der Teilungsregion befinden, und Ruhekernen, die in dem Teilungsgebiet vorkommen. Nach den vorstehenden Untersuchungen ist dieser Unterschied im allgemeinen keineswegs scharf, unter Umständen kann er aber so ausgesprochen werden, daß die typischen Ruhekerne Caryotinklumpen enthalten, die meistens isodiametrisch sind, während die Interphasen oder die Ruhekerne in der Teilungsregion entweder keine Klumpen besitzen oder längliche solche enthalten. In allen Fällen besitzt außerdem der Kern ein dichtes und gleichförmiges Kerngerüst. Eine radiäre Anordnung desselben, wie es Němec (1899) in seiner Fig. 5, Taf. III, abgebildet hat (siehe auch Georgevitsch 1908), habe ich aber niemals gesehen. Němec gibt leider nicht deutlich an, welche Fixierungsflüssigkeiten er benutzt hat. Aus seinen einleitenden Bemerkungen kann man ersehen, daß er sich zumeist der Kleinenbergschen Flüssigkeit bedient hat, die »ungemein schön« fixieren soll, aber augenscheinlich sehr auflösend wirkt. Nach seinen übrigen Bildern zu urteilen scheint sein Material durchgehends weniger gut konserviert gewesen zu sein. Die angebliche radiäre Anordnung, »die für die ältesten Kerne der meristematischen Zone durchaus charakteristisch« sein soll, müssen wir also als Artefakt betrachten. — In den ruhenden Kernen des Archespors bei *Allium cepa* sieht Fräulein Bonnevie (1911, S. 133) eine Anzahl Fäden, die von einem oberflächlich gelegenen »Chromatinknoten« ausstrahlen. In den vegetativen Geweben habe ich nichts Ähnliches beobachtet.

Die Kerne, die in der Teilungszone liegen, sollen nach Němec »gleichmäßig von einem vielfach geschlängelten Faserwerk erfüllt sein, in welchem zahlreiche kleine Chromatinkörperchen liegen« [1]. Ähnliche Beschreibungen von den nicht zu alten Ruhekernen gibt Schaffner (a. a. O. 1898, Fig. 1;

[1]) a. a. O. 1899. Vgl. seine Fig. 13, die jedoch unbefriedigend ist.

»a very distinct chromatin network[1]), with large irregular chromatin granules«). So große Klümpchen, wie es SCHAFFNER angibt, habe ich kaum gesehen (SCHAFFNER benutzte Chromessigsäure).

GRÉGOIRE (1906) sieht dagegen gar keine Klümpchen; die ganze Kernvacuole ist nach ihm von einem Netzwerk (réseau) erfüllt, die »alvéolaire, réticulaire ou alvéolo-réticulaire« erscheint (vgl. seine Fig. 4 und 5). So sehen nach GRÉGOIRE die Kerne in der Teilungszone aus. In älteren Kernen sieht aber GRÉGOIRE in dem Gerüst »des parties vivement colorées et de forme plus ou moins sphérique d'avec des parties filamenteuses et non colorées« (vgl. seine Fig. 6). Diese Klumpen entsprechen offenbar den von mir beobachteten (vgl. Textfig. 1). Die länglichen Klumpen in den Interphasen, sowie die von uns beschriebene, etwas wechselnde Struktur dieser Stadien, die durch die Fig. 1, 3, und 4, Taf. XVII, dargestellt wird, scheint aber GRÉGOIRE in den HERMANN-fixierten Präparaten nicht beobachtet zu haben. Er gibt nur für diese Stadien solche Kerne wie in seinen Fig. 4 und 5 an, und die Grundstruktur in denselben stimmt auch nicht mit der von uns oben beschriebenen überein, obwohl ich weniger Gewicht auf diese Verschiedenheiten lege, da doch in keinem Fall eine getreue Wiedergabe der lebenden Kleinstruktur zu erreichen ist.

Ein so regelmäßiges Alveolarwerk, wie es GRÉGOIRE in den HERMANN-fixierten Präparaten findet, habe ich in den FLEMMING-Präparaten niemals gesehen. FLEMMINGS Flüssigkeit ist jedoch für unser Objekt besser als diejenige HERMANNS. Man kann sich auch durch Vergleich mit dem lebenden Material davon überzeugen, daß das Gerüst auch Tröpfchen und Klumpen enthält. Die nach vielen andern Fixierungen entstandene schwammartige oder alveoläre Struktur des Gerüstwerkes (vgl. Textfig. 1) ist aber entschieden artifiziell, wie wir es oben dargelegt haben.

Miss MERRIMAN und Fräulein BONNEVIE behaupten sehr eigentümliche Organisationen der Ruhekerne, was mit den von ihnen aufgestellten Hypothesen über die Chromosomenbildung zusammenhängt. Was die Auffassung Miss MERRIMANS (1904) betrifft, so ist sie genügend von GRÉGOIRE (1906) kritisiert worden, so daß hier nicht nocheinmal erörtert werden soll, weshalb sie nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen übereinstimmt. Miss MERRIMAN hat in den älteren Ruhekernen (a. a. O., 1904, Fig. 50, 51) eigentümliche, viereckige Bildungen gesehen, die ich weder

[1]) Wie ungeeignet die Benennungen »chromatisch« und »achromatisch« sind, geht daraus hervor, daß nach NĚMEC die genannten Fasern achromatisch, nach SCHAFFNER chromatisch, nach GRÉGOIRE chromatisch und achromatisch (obwohl durchaus chromophil), nach BONNEVIE wiederum achromatisch sein sollen!

im Leben noch in den von mir benutzten fixierten Präparaten wiederfinden kann. Sie dürften daher wohl Artefakte vorstellen, die bei den von Miss Merriman benutzten Fixierungsmethoden entstanden sind (vgl. S. 239). Auch unregelmäßige Klumpen in den Ruhekernen wurden von Miss Merriman beobachtet und abgebildet (a. a. O., 1904, Fig. 1, 53). Gewisse für mich unbekannte Strukturen, die sie beschreibt, rühren wahrscheinlich von der Fixierung her.

Fräulein Bonnevie (1908, Fig. 62) gibt von den typischen Ruhekernen etwa ähnliche Bilder wie Grégoire, nach ihr sollen aber die Kerne in der Interphase sehr eigentümlich aussehen, indem sie Spiralfäden enthalten sollen, die aus den Chromosomen in der Telophase entständen und sich in der Prophase wieder zu Chromosomen entwickelten. Ihre Figuren über die betreffenden Stadien scheinen mir aber allzu schematisiert zu sein, so daß aus diesem Grunde von vornherein die Hypothese kein besonderes Zutrauen einflößt. Ich habe in keinem einzigen Falle Bilder gesehen, die wie Fräulein Bonnevies Abbildungen der genannten Stadien aussehen.

Durch dieses Exposé der Befunde der früheren Untersucher des Ruhekerns von *Allium cepa* werden wir noch mehr davon überzeugt, daß die Fixierungsmittel niemals völlig zuverlässig sind, daß sie in keinem Falle die subtile Struktur des ruhenden Kerns naturgetreu hervortreten lassen. Wir haben auch aufweisen können, daß die Differenzen zwischen den Befunden der genannten Forscher unter sich und zwischen denselben und dem von uns Ermittelten vorwiegend auf mangelnde Kritik bezüglich der Fixation zurückzuführen sind.

Abschnitt II. Vicia faba.

§ 5. Der typische Ruhekern bei Vicia.

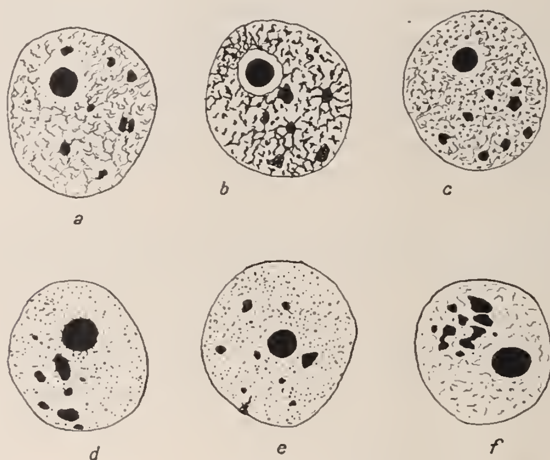
Die Interphasen und Ruhezustände der Kerne bei *Vicia faba* bieten ein sehr wechselndes Aussehen dar. Zum Teil dürfte dies mit den Schwierigkeiten bei der Fixierung zusammenhängen, die hier nicht unbedeutend größer wie bei *Allium cepa* zu sein scheinen, zum Teil beruht es aber auf wirklichen Verschiedenheiten der Konfiguration des Caryotingerüstes in Kernen, die in verschiedenwertigen Zellen liegen.

Am einfachsten und einheitlichsten ist hier wie andernorts die Struktur der typischen Ruhekerne. Sie sind bei *Vicia* überall von demselben Typus, obwohl kleinere Variationen in deren Aussehen vorkommen können. Bei jeder nicht allzu unvorteilhaften Präparation enthalten die typischen Ruhekerne außer 1 oder 2 Nucleolen ein gleichförmiges Netzwerk,

das stärker oder schwächer gefärbt sein kann, und darin zerstreute Klumpen, Caryosomen, die immer stark farbspeichernd sind (Fig. 12—14, 18, 19, Taf. XVII; Textfig. 2, 4*d*, *e*). Die Klumpen unterscheiden sich von denjenigen in den typischen Ruhekernen bei *Allium* dadurch (Textfig. 1), daß sie in Flemming-Material gut hervortreten und sich scharf von dem Gerüstwerk abheben, und daß sie im Leben deutlich beobachtet werden können (Lundegårdh, 1912c, S. 257).

Im Leben erscheinen die typischen Ruhekerne außerdem von einem ähnlichen Gerüstwerk angefüllt, oder aber bis auf die Nucleolen völlig

Textfig. 2.



Kerne aus der Wurzelhaube von *Vicia faba*. *a* in Flemmingscher, *b* in Hermannscher, *c* in Merkelscher, *d* in Tellyesniczkyscher, *e* in Zenkerscher, *f* in Kaiserscher Flüssigkeit fixiert. Hämatoxylin.

leer (letzteres beruht auf den Lichtbrechungsverhältnissen). Das präformierte Gerüstwerk wird in etwa derselben Weise wie bei *Allium cepa* fixiert. Es wird folglich in den Einzelheiten deformiert, auch können wohl künstliche Niederschläge entstehen, die Massenverteilung des Caryotins wird aber bei guter Fixierung (Flemming, Hermann, Merkel) erhalten. Im allgemeinen wird aber das Caryotingerüst nicht so fein und zierlich wie bei *Allium* fixiert. In Flemming und Merkel wird es körnig-fädig-schwammartig und nimmt die Farbe nicht so gut wie das Gerüst bei *Allium* an. In Hermann dagegen färbt es sich gleich stark wie die Caryosomen (vgl. Textfig. 2*b*). In Tellyesniczky, Zenker und Kaiser wird es anscheinend substanzarm oder bekommt wenigstens ein geringes Farbaufspeicherungsvermögen.

Es ist nicht leicht zu sagen, welches von allen diesen konservierten Gerüstwerken man für das naturgetreueste halten soll. Im Leben beobachtet man das Gerüst ganz deutlich, und Gerüst und Caryosomen haben etwa dasselbe Lichtbrechungsvermögen. Daher entspricht vielleicht das Bild, das man von dem typischen Ruhekern nach HERMANN-Fixierung bekommt, total betrachtet, am besten dem natürlichen Zustand. Etwas anders ist es aber, ob HERMANN auch in den Einzelheiten naturgetreu fixiert. Nach meiner Erfahrung ist die HERMANNsche Flüssigkeit der FLEMMINGschen nachstehend.

Die Caryosomen heben sich in den Präparaten (außer vielleicht in denjenigen nach HERMANN-Material) viel besser wie im Leben von dem Gerüstwerk hervor. Nach Verschiedenem zu beurteilen, kann aber nicht schon hieraus auf eine Verschiedenartigkeit der Caryosomensubstanz und der Gerüstwerksubstanz geschlossen werden. Die Beobachtungen an dem lebenden Material und über die Bildung der Chromosomen in der Prophase, sowie über die Neuentstehung des Gerüstwerks in der Telophase gehen vielmehr in der Richtung, daß sowohl die Caryosomen wie die Hauptmasse des Gerüstwerks aus einem einheitlichen Caryotin bestehen. Bei der Fixierung wird aber das zierlicher gebaute Gerüstwerk viel mehr alteriert wie die Caryotinklumpen (Caryosomen), und bei dem Färbungsverfahren werden die feineren Strukturen früher entfärbt wie die größeren Klumpen. Es läßt sich aber nicht entscheiden, in welchem Grade das Gerüstwerk, das wir in den fixierten Präparaten vor uns haben, dem lebenden Gerüstwerk entspricht. Die Konfiguration des letzteren kann bei der Fixierung natürlich niemals vollkommen erhalten werden (vgl. die Ausführungen in § 1), daneben können aber in der Kerngrundflüssigkeit Gerinnselbildungen entstehen, die sich mit den präformierten Strukturen vermischen, und so ein Bild hervorbringen, das weder völlig echt noch völlig falsch ist. Besonders in älteren Kernen, die im Leben glashell erscheinen, kann es in keinem Falle entschieden werden, ob das Gerüst Artefakt ist oder nicht (Fig. 14, 14*a*, Taf. XVII, stellen solche Kerne nach FLEMMING-Fixierung dar).

Aus einem Vergleich mit dem lebenden Material geht hervor, daß sowohl die unregelmäßige Gestalt wie die zerstreute Anordnung der Caryosomen bei der Fixierung in FLEMMING und MERKEL beibehalten werden, und man bekommt den deutlichen Eindruck, daß die Caryosomen, die wir in den gut fixierten Präparaten erblicken, wenigstens zum großen Teil präformiert sind.

Mit dieser Feststellung ist aber nicht gesagt, daß alle Klumpen in natürlicher Gestalt konserviert werden oder ohne Ausnahme präformiert sind. Wir sind also nicht imstande, die Vermutung zurück-

zuhalten, daß Verzerrungen und Verschmelzungen der Caryosomen in größerem oder geringerem Grade eintreten, ja gewisse Beobachtungen sprechen sogar anscheinend direkt für diese Vermutung. Und wir haben kein Mittel in der Hand, eine artifizielle Entstehung einer kleineren Anzahl der Caryosomen, wenigstens der kleineren unter ihnen, nachzuweisen oder zu leugnen. Dagegen läßt es sich ganz sicher entscheiden, daß solche Neuschaffung durch Fällung in keinem bedeutenden Grade stattfindet. Außer durch den oben erwähnten Vergleich kann man sich hiervon durch Zählung der Caryosomen im Leben und nach der Fixierung überzeugen.

Die Zahl der Caryosomen hält sich nämlich um eine Mittelzahl, wie wir unten sehen werden.

Auch eine artifizielle Verschmelzung der Caryosomen scheint mir aus den erwähnten Gründen bei guter Fixierung nicht häufig vorzukommen. Bei schlechter Fixierung sind aber solche Verschmelzungen, ebenso wie Verzerrungen und Verlagerungen der Caryosomen nicht selten (vgl. Textfig. 2). Zur Erhaltung der Caryosomen eignen sich folglich nur Flemming, Merkel und Tellyesniczky (vielleicht auch Zenker), während Kaiser und besonders Carnoy (Fig. 18, Taf. XVII) in berührter Hinsicht nicht zuverlässig sind.

Die großen Caryosomen dürften selten artifiziell sein. Dagegen ist es nicht ausgeschlossen, daß die kleinen Körnchen z. T. Artefakte vorstellen, obwohl man auch im Leben sehr kleine Caryosomen sieht. Wie man sich die artifizielle Entstehung solcher kleiner Bildungen vorstellen kann, setzten wir S. 218 auseinander. Wie bei *Allium* ist es außerdem hier nicht ausgeschlossen, daß durch verschieden starke Färbung Caryosomen zum Verschwinden gebracht oder vorgetäuscht werden können. Nur die größeren Klumpen scheinen eine innerhalb gewisser Grenzen schwankende Zahl zu besitzen, kleinere solcher sieht man dagegen in einer sehr wechselnden Anzahl. In Hermann (vgl. Textfig. 2*b*) scheint z. B. jeder Netzknoten aus einem Körnchen zu bestehen, und auch bei andern Fixierungen bleibt es zweifelhaft, in welchem Grade lokalisierte Farbaufspeicherungen an den Netzknoten für das Entstehen kleiner caryosomenartiger Bildungen verantwortlich sind. Offenbar hängen diese Schwankungen und die Unsicherheit der Beurteilung der kleineren Körnchen damit zusammen, daß alles Caryotin nicht in den Caryosomen gesammelt ist, sondern daß auch das Gerüstwerk zum großen Teil aus derselben Substanz besteht.

Ebenso wie bei *Allium* bekommt das Gerüstwerk bei *Vicia* bei verschiedenartiger Fixierung eine verschiedene Konfiguration (vgl. die

schematisierten Abbildungen in Textfig. 2), die durch gleichzeitige Deformation des vorhandenen Gerüstwerks, teilweise Auflösung und nachfolgende Fällung desselben und Neuentstehung durch Ausfällung aus der Kerngrundflüssigkeit entstanden ist. Ein näheres Eingehen auf diese Verhältnisse erscheint mir nicht geboten (vgl. § 1), ich will nur bemerken, daß hier wie bei *Allium* in Tellyesniczky, Zenker und Kaiser eine Auflösung der feinsten Teile des Gerüstwerks oder der kleinsten Caryosomen, bzw. eine Modifizierung derselben eintreten dürfte, so daß sie sich nur schlecht färben. Daher können auch, wie bei *Allium*, junge Prophasen so verändert werden, daß sie Ruhezuständen täuschend ähnlich werden.

In einem mehr oder weniger ausgeprägten Gerüstwerk liegende Caryosomen kommen — wie oben genannt — in allen typischen Ruhekernen vor, die demgemäß einen übereinstimmenden Charakter besitzen. Schon in den überwinternden Zellen der Wurzelanlage findet man Caryosomen. Fig. 7, Taf. XVII, stellt eine Zelle aus einer Wurzelanlage vor, die aus einem kurze Zeit in Wasser erweichten Samen hervorragte. Das Protoplasma ist mit aufgespeicherten Nahrungskörpern angefüllt, die den Kern dicht umgeben und seine Form bedingen. In dem letzteren sieht man Nucleolus, Gerüst und Caryosomen. Diese verhalten sich wie die Caryosomen in den ruhenden Kernen der ausgewachsenen Wurzelspitzen.

Fig. 14, 14*a*, Taf. XVII, geben zwei Kerne aus dem Stengel wieder. Die Caryosomen sind von wechselnder Größe, zum Teil sind sie sehr groß. In Fig. 14*a* scheinen zwei Caryosomen teilweise verschmolzen zu sein, sie sind außerdem zum Teil längsgespalten. In Fig. 14 weist der Nucleolus ein eigentümliches Aussehen auf. Die Caryosomen scheinen zum Teil mit langen Fäden zusammenzuhängen oder länglich ausgezogen zu sein. Die Kerne in Fig. 14 und 14*a* waren ungeschnitten und alle Caryosomen wurden gezeichnet. In Fig. 14*a* ist die Anzahl der Caryosomen etwa 15, wovon etwa 12 größere Klumpen. In Fig. 14 ist die Anzahl sämtlicher schwarzer Klumpen größer; wir zählen im ganzen deren etwa 23, wovon etwa 12 größere. Die Abschätzung der relativen Größe der Caryosomen wird selbstverständlich immer etwas willkürlich. Nach unseren obigen Auseinandersetzungen ist aber die Präformation größerer Caryosomen bedeutend wahrscheinlicher als diejenige der sehr kleinen, daher scheint ein auch nur ungefährer Unterschied berechtigt. Man sieht auch, wie die größeren Caryosomen eine ziemlich konstante Zahl besitzen, während die sehr kleinen Körnchen in mehr wechselnden Zahlen vorzukommen scheinen (vgl. auch unten).

Von konstanten Größenunterschieden zwischen den Caryosomen kann man kaum reden. Wir sehen freilich in jedem der zwei erwähnten Kerne einige besonders große Klumpen, diese scheinen aber sich nicht konstant vorzufinden.

In den typischen Ruhekernen der Wurzelhaube sind die Caryosomen durchgehend kleiner (vgl. Textfig. 2). Textfig. 3 *b* stellt einen solchen Kern vor. Wir zählen im ganzen 19 Caryosomen; von diesen sind 13 von größerem Maß. Textfig. 4 *d* und *e* geben zwei Kerne aus der Wurzelhaube einer während 5 Stunden bei 36,5° C gehaltenen Wurzel wieder. Der Kern in Fig. 4 *d* enthält 12 Caryosomen und von diesen sind 8—9 größer als die übrigen. In Fig. 4 *e* sind die entsprechenden Zahlen 14 und etwa 8.

Textfig. 3.



Kerne aus einem Flemming-Präparat. *a* Dermatogenkern mit 15—18 Caryosomen; *b* aus der Wurzelhaube mit 13—19 Caryosomen; *c* Dermatogenkern mit 13 Caryosomen.

Typische Ruhekerne findet man überall in Wurzelspitzen, die während längerer Zeit eingegipst waren. In Textfig. 5 sind 3 Kerne aus einer während einer Woche eingegipsten Wurzel wiedergegeben. In Textfig. 5 *a* sieht man 12, in Textfig. 5 *b* 12—13 und in 5 *c* 12 größere Caryosomen und nur vereinzelte kleine.

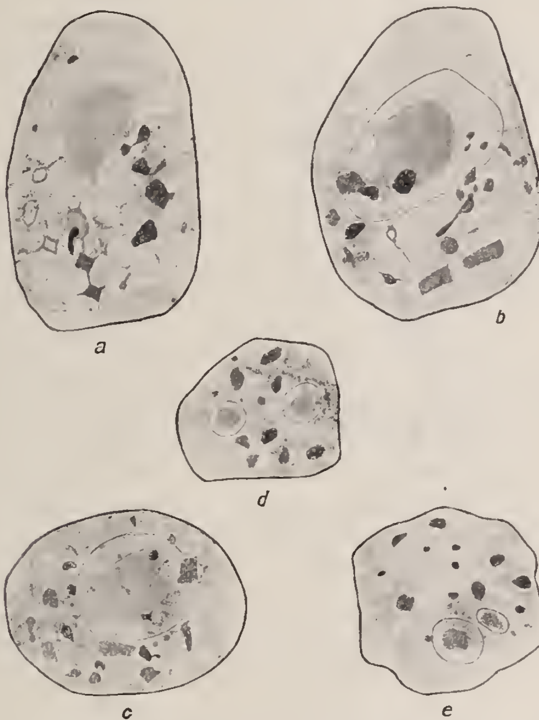
In den bisher erwähnten typischen Ruhekernen schwankt also die totale Caryosomenzahl zwischen 8 und 23, es ist aber unverkennbar, daß, wenn man die sehr kleinen Körnchen vernachlässigt, eine größere Konstanz zu herrschen scheint. Die Mittelzahl der erwähnten 9 Zählungen wird in letzterem Falle 11—12 Caryosomen.

§ 6. Der Kern in Interphase bei Vicia.

Gehen wir nunmehr zu den Interphasen in der Teilungszone über, so werden wir zunächst von dem sehr wechselnden Aussehen derselben überrascht. Wir sahen schon bei *Allium*, daß in diesen Stadien das

Caryotin eine etwas andre Verteilung als in typischer Ruhe hat, bei *Vicia* ist aber der Unterschied auffallender, und er läßt sich allgemein so ausdrücken, daß das Caryotin in der Interphase mehr zerstreut oder gleichmäßiger verteilt ist als in typischer Ruhe. Zwar vermißt man zumeist das zierliche Gerüstwerk, andrerseits werden aber größere Caryo-

Textfig. 4.



Kerne aus einer während 5 Stunden bei 36⁰,5 C gewachsenen Wurzel. FLEMMING-Fix Hämatoxylin. *d* und *e* aus der Wurzelhaube.

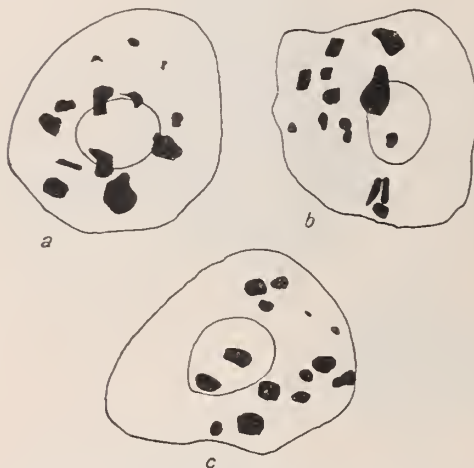
somen nicht ausgebildet, sondern das Caryotin kommt in kleineren Ansammlungen, aber in gleichmäßigerer Verteilung vor.

Halten wir uns zunächst an die FLEMMING-Präparate, so führen uns Fig. 5, 6, 8, 9, 10, 11, 13, Taf. XVII, 21, 23, Taf. XVIII, die vorkommenden Typen der Interphase ziemlich vollständig vor. Wie man sieht, wechselt das Aussehen des Kerns nicht wenig, was die Analyse dieses Objekts sehr schwierig, aber deshalb auch sehr interessant und lehrreich macht. Es hat sich gezeigt, daß die wechselnden Bilder z. T. mit wirklichen Ver-

schiedenheiten in verschieden lokalisierten Kernen, z. T. aber auch mit der Fixierung zusammenhängen.

Je langsamer die Teilungen aufeinander folgen, um so mehr nähert sich das Aussehen des Kerns in Interphase demjenigen des typischen Ruhekerns. In den Zellen des Kalyptrogens begegnen einem daher mehr oder weniger typische Ruhekerne. Fig. 8, Taf. XVII, gibt eine Interphase in dem Kalyptrogen wieder. Wir sehen hier typische Caryosomen, die jedoch in einem etwas ungleichmäßig ausgebildeten, undeutlichen Gerüstwerk liegen.

Textfig. 5.



Kerne aus einer während einer Woche eingegipsten Wurzel. Flemming-Fix. Die Anzahl der Caryosomen ist in *a* 12, in *b* 12—13, in *c* 12—14.

In den Zellen des Dermatogens (der Epidermis) findet man ebenfalls Kerne mit etwa derselben Struktur wie die typischen Ruhekerne. In Textfig. 4*b* aus meiner vorläufigen Mitteilung (1910a) sehen wir einen solchen Kern (ungeschnitten). Wir zählen darin 18 größere und kleinere Caryosomen. Einer von diesen ist deutlich längsgespalten. Einige hängen mittels Fäden zusammen oder sind sternförmig, welche Gestalt wohl artifiziell ist. Im Leben sieht man nämlich keine solchen Gestalten der Caryosomen. In Textfig. 3*a* und *c* sind zwei ganze Dermatogenkerne dargestellt. Der erstere enthält 18 (wovon 14—15 größere), der letztere 13 Caryosomen, von denen einige längsgespalten sind.

In den gebogenen Periblemreihen am Vegetationspunkt findet man u. a. Kerne wie in Fig. 5, Taf. XVII. Die Figur stellt einen 2 μ dünnen Schnitt eines Kernes dar. Wir sehen einige Caryosomen, von denen eines deutlich längsgespalten ist. Das Gerüstwerk, in dem sie suspendiert sind, habe ich in dieser Figur möglichst genau wiederzugeben versucht. Über die Naturgetreuheit dieses Gerüstwerks gilt aber das, was wir vorher auseinandergesetzt haben (S. 225). Etwa in demselben Stadium dürfte sich der in Textfig. 5*b* in meiner Abhandlung (1912c) gezeichnete lebende Kern befinden. Das Gerüstwerk ist hier gleichmäßig tropfig-wabig und

es scheint, als ob bei der Fixierung die Caryotinteile schmächtiger geworden sind, gleichzeitig damit, daß in den Einzelheiten Deformationen und sonstige Artefakte entstanden. Freie Körnchen oder Fäden kommen im Gerüstwerk bei *Vicia* nicht so häufig wie bei *Allium* vor (vgl. Fig. 1 u. 2, Taf. XVII). Jedenfalls ist die Struktur desselben in fixierten Präparaten nicht so zuverlässig, daß daraus irgendwelche morphologische Folgerungen gezogen werden könnten. Die Caryosomen hängen mit den Elementen des Gerüstwerks zusammen, jedoch besitzen sie eine solche Gestalt, daß man sie nicht, wie unter Umständen bei *Allium* der Fall war (Fig. 1 u. 3, Taf. XVII), als stärker ausgebildete Teile des Gerüstes ohne weiteres ansprechen kann. Auch im Leben scheinen sie durchaus isoliert zu sein. Sie heben sich mit andern Worten in morphologischer Weise deutlich von dem Gerüstwerk hervor. Dagegen können sie sehr wohl stofflich mit dem Gerüst übereinstimmen. Eben diese morphologische Verschiedenheit zwischen Caryosomen und Gerüst macht, daß die ersteren bei der Bildung der Chromosomen in der Prophase, in dem Grade wie dieser Vorgang ein morphologischer ist, mehr bedeutungsvoll sein können als beispielsweise die länglichen Klumpen bei *Allium*.

Die meisten Interphasen in den geraden, äußersten Periblemreihen hinter dem Vegetationspunkt sehen wie in Fig. 13, Taf. XVII, aus. Das Gerüstwerk ist hier lockerer und fädiger gebaut als in den vorhin besprochenen Kernen. Die Caryosomen sind kleiner, häufig ausgehöhlt oder längsgespalten und in die Länge ausgezogen. Sie hängen mit den feinen Fäden des Gerüstwerks zusammen. Diese Interphasen dauern keine lange Zeit, obwohl sie nur in einer Zone oder in Reihen mit mäßiger Teilungsgeschwindigkeit liegen. Übrigens lassen sich keine genauen Parallelen zwischen der Teilungsgeschwindigkeit und dem Aussehen der Interphasen ziehen, denn die Vorgeschichte der Kerne läßt sich in den einzelnen Fällen nicht genau feststellen. Man kann in Periblem- oder Dermatogenreihen Interphasen mit dichterem und mit lockerem Kerngerüst abwechselnd beobachten. Obwohl somit die Faktoren, die in jedem Fall die Konfiguration des Caryotingerüstes bestimmen, nicht vollständig bekannt sind, rechtfertigen jedoch unsere Untersuchungsergebnisse die allgemeine Behauptung, daß bei schnell aufeinanderfolgenden Teilungen die Interphasen einen besonderen Charakter annehmen, indem das Caryotin einerseits nicht so fein verteilt, anderseits nicht zu so wohlausgebildeten Caryosomen konzentriert wird wie in typischer Ruhe[1]).

[1]) Der scheinbare Widerspruch zwischen »Verteilung über den ganzen Kernraum« und »lokaler Zusammenziehung zu Caryosomen« ist kein wirklicher, wie aus den Erörterungen in dem folgenden hervorgeht.

In den Periblemzellkernen, die wie Fig. 13, Taf. XVII, aussehen, können die Caryosomen in hinreichend dicken Schnitten noch gezählt werden. Ihre Zahl beträgt in Fig. 14 etwa 14—15, einige Caryosomen sind aber weniger deutlich.

Im Leben sehen die Periblemkerne in der Interphase entweder wie Textfig. 5 *b* oder *c* (s. Lundegårdh, 1912 c) aus. In beiden Fällen beobachtet man Klumpen, in Fig. 5 *c* der genannten Abhandlung ist aber das Gerüst lockerer und fädiger wie in 5 *b*. Ich glaube, daß der erstere Kern ziemlich genau demjenigen in Fig. 13. Taf. XVII, entspricht, und daß wir demnach annehmen dürfen, daß die Flemmingsche Flüssigkeit die lebende Struktur in diesem Falle, besonders betreffs der ausgezogenen und mit Fäden verbundenen Caryosomen, ziemlich genau erhält. Über die feinere Gerüststruktur dürfte aber dasselbe wie das oben über die typischen Ruhekerne Gesagte gelten. In Merkel wird auch das Gerüstwerk in etwas andrer Weise konserviert und zwar erscheint es grobmaschiger, obwohl auch hier die fädige Natur desselben erhalten wird (vgl. Fig. 12 *a*, Taf. XVII). Auch in Merkel erscheinen die Caryosomen zum Teil ausgezogen und längsgespalten.

Textfig. 6



a aus dem Hypoderm. Merkel-Fix. 8—18 Caryosomen. *b* bis *h* aus dem Periblem (*d* aus dem Urmeristem). Tellyesniczky-Fix. Die Anzahl der Caryosomen ist in *b* 16, in *c* 10, in *d* 14, in *e* 10—15, in *f* 10, in *g* 11—12, in *h* 8.

In 12 μ dicken Schnitten aus Merkel-Material kann man die Caryosomen gut zählen. Die Zahl derselben betrug in einigen, hier nicht abgebildeten Fällen bzw. 15, 13—14, 16—18. 12—14, 12, 12, 16—18, 12. Wie man sieht, ist die Anzahl der Caryosomen jedenfalls nicht konstant, sie schwankt aber auch nicht viel und hält sich meistens etwas über 12. Die Zählungen werden aber dadurch unsicher gemacht, daß die Caryosomen teilweise stark ausgezogen sind, was offenbar damit zusammenhängt, daß die Kerne eben in die Prophase eintreten, oder weil sie in andrer Weise verändert oder aber substanzarm sind. Die Interphasen in dem geradereihigen Periblem dauern offenbar ziemlich lange, so daß man in der Struktur des Kernes die Merkmale des typischen Ruhestadiums

und der kurzen Interphase (vgl. z. B. Fig. 6 und 10, Taf. XVII) vermischt wiederfindet.

Auch durch ZENKER und TELLYESNICZKY werden die Caryosomen im erwähnten Teil des Periblems erhalten. Dies ist auch der Fall bei ungünstiger Fixierung in sonst guten Flüssigkeiten. In einem alten, in Safranin gefärbten FLEMMING-Präparat habe ich besonders im Periblem viele Zählungen der Caryosomen angestellt und Zahlen, die zwischen 8 und 18 schwankten, gefunden. In Textfig. 6 *b*, *c*, *e*—*h* sind sechs Periblemzellkerne des genannten Präparats schematisch wiedergegeben. Die Zahl der Caryosomen in diesen Kernen ist bzw. 15—16, 10, 10—15, 8—10, 11—12, 6—8. Die im Vergleich mit dem, was wir oben gefunden haben, relativ niedrigen Zahlen sind wohl zum Teil auf die starke Differenzierung zurückzuführen. Einige Kerne schienen in diesem Präparat völlig ohne Caryosomen zu sein. Die feinen Übergänge zwischen den verschiedenen Stadien der Prophase waren verwischt. Sowohl im Ruhestadium bzw. Zwischenstadium wie in Prophase sieht man nur kleine Caryosomen in einer dichten, granulierten, schwach oder stark gefärbten Grundmasse. Es herrschten folglich ähnliche Verhältnisse wie nach Fixierung mit Sublimat- oder Kaliumdichromatgemischen.

Textfig. 7.



Pleromkern aus einem in Fuchsin-Toluidinblau gefärbten FLEMMING-Präparat.

In dem Plerom hinter dem Vegetationspunkt, wo die Teilungsgeschwindigkeit nicht gering ist, findet man häufig Kerne wie in Fig. 6, Taf. XVII. Das Caryotin ist hier gleichmäßig in der Kernhöhlung verteilt, aber sonst ziemlich grob strukturiert. Es tritt als zahlreiche Körnchen, Klumpen und lockere Massen auf, die miteinander durch gefärbte Fäden verbunden sind. In etwas älteren Teilen des Pleroms, wo die Interphasen länger dauern, sieht man in den weitlumigen Zellen Kerne wie in Textfig. 7. Hier liegen in einem lockeren, fädigen Gerüst zum Teil deutlich längsgespaltene Caryosomen. Sie sind ziemlich zahlreich, es ist aber schwierig zu sagen, ob alle ursprünglich da waren.

Je mehr man sich in den verschiedenen Elementarorganen der Region der größten Teilungsgeschwindigkeit nähert, um so mehr Kerne vom

Typus der Fig. 6, 9, 10, 11, Taf. XVII; Fig. 23, Taf. XVIII, findet man. Da aber die Teilungsgeschwindigkeit auch in einiger Entfernung von dem Vegetationspunkt manchmal nicht unbedeutend ist, findet man auch hier nicht selten solche Interphasen.

Über alle die soeben genannten Kerne, die wir zu dem Typus der kurzen Interphasen zählen, welche aber einen ziemlich wechselnden Anblick darbieten, gilt als gemeinsames Merkmal die Abwesenheit eines feinen Gerüstwerks und typischer Caryosomen. Über die Faktoren, die die speziellen Varianten des Typus bestimmen, läßt sich aber wenig aussagen. Wie wir schon in § 3 bemerkten, erlaubt uns unsre derzeitige Methodik nicht, kleine Zeitdifferenzen zwischen Kernen desselben Stadiums zu bestimmen.

Fig. 6, Taf. XVII, stellt, wie vorhin erwähnt, eine Zelle aus den Initialen des Pleroms dar. Diese Interphasen machen höher hinauf in dem Plerom solchen wie in Textfig. 7 Platz. Im Plerom lag auch der Kern in Fig. 21, Taf. XVIII. Dieser Kern erinnert an den Periblemkern in Fig. 13, Taf. XVII. Einige Caryosomen in Fig. 21 sind deutlich längsgespalten, alle sind mit Fäden verbunden, und überhaupt sieht man an diesem Kern, daß er sich in Interphase oder früher Prophase befindet.

In der Peripherie des Pleromcylinders befand sich auch die in Fig. 20 abgebildete Zelle. Der Kern ist hier sehr caryotinarm, keine Caryosomen sind zu beobachten und die Kernvacuole um den Nucleolus enthält ein weitmaschiges und sehr zierlich gebautes Netzwerk. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, daß es sich hier um einen abnormen Fall handelt, sei es, daß der Kerninhalt bei der Fixierung umgebildet wurde, oder daß die Zelle schon im Leben kränklich war, denn dergleichen Kerne sind nur selten zu beobachten. Für letztere Behauptung spricht der Umstand, daß die betreffende Zelle größer als ihre Nachbarzellen war; auch war das Protoplasma sehr vacuolenreich. Die umgebenden Zellen enthielten Kerne vom Typus der Fig. 8, Taf. XVII.

Auch am Vegetationspunkt findet man bisweilen caryotinarme Kerne. In Fig. 11, Taf. XVII, ist ein solcher wiedergegeben. Dieser Kern enthält außer Nucleolen ein undeutliches und schwach gefärbtes Netz- oder Schwammwerk, worin nur vereinzelte, sehr kleine gefärbte Körnchen zu sehen sind. Ich kann nicht sagen, ob es sich auch hier um einen abnormen Fall handelt. Jedenfalls kommen Kerne von diesem Aussehen nicht häufig vor.

Etwas häufiger begegnen einem dagegen Kerne, die ein Aussehen wie Fig. 9 darbieten. Dieser Kern lag oberhalb derjenigen in Fig. 8 (von der Wurzelbasis aus betrachtet), also im Kalyptrogen. Man kann

hieraus folgern, daß die Kerntypen sich nicht nur an gewissen Zonen halten (vgl. S. 231). In dem erwähnten Kern sehen wir ein dichtes Geflecht schwach gefärbter Fäden und an diesen zahlreiche kleine längliche und gefärbte Substanzanhäufungen. Das Caryotin muß also in diesem Kern sehr fein verteilt gewesen sein, was mit seiner Lage außerhalb des Teilungsoptimums zusammenhängen dürfte.

Eine dem Kalyptrogen angrenzende Zelle des Urmeristems ist in Fig. 10, Taf. XVII, abgebildet. Kerne wie der hier dargestellte kommen in der Region der optimalen Teilungsgeschwindigkeit häufig vor und sind außerdem auch im Periblem und Dermatogen nicht selten. Das Caryotin ist ziemlich fein verteilt, es kommt in zahlreichen Körnchen (Tröpfchen) vor, die niemals sehr groß, aber teilweise sehr klein und in einem lockeren, feinfädigen Gerüstwerk suspendiert sind. Die in Fig. 10 auffallende radiäre Anordnung der Fäden betrachte ich als artifiziell, denn etwas Ähnliches ist im Leben nicht zu beobachten. Dagegen ist auch im Leben das Caryotin in diesem Stadium gleichmäßig verteilt.

Betreffend die Kerne mit ziemlich fein und gleichmäßig verteiltem Caryotin sei bemerkt, daß die Fixierungsmittel, bei ihrer bekannten ungünstigen Einwirkung auf kleine oder schmächtige Caryotinstrukturen, in der Richtung deformierend und zerstörend wirken können, daß diese feineren Bildungen in den Präparaten nur in unvollkommener Weise hervortreten. Außerdem spielen ja Färbungsverhältnisse bei dem Sichtbarwerden solcher Strukturen eine große und leider recht willkürliche Rolle. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß solche Kerne, wie die oben beschriebenen (Fig. 9, 11), ursprünglich wie der Kern in Fig. 10 beschaffen waren, obwohl das Caryotin wegen der feinen Verteilung größtenteils zerstört oder nicht gefärbt wurde. Tatsächlich erscheinen nach Hermann-Fixierung alle entsprechenden Kerne, wegen des größeren Farbaufspeicherungsvermögens nach dieser Fixierung, von in Hämatoxylin stark färbbaren Strukturen angefüllt (vgl. S. 236).

In dem Urmeristem befand sich ebenfalls die Zelle in Fig. 23, Taf. XVIII. Man sieht im Kern der abgebildeten Zelle ein ziemlich dichtes Gerüstwerk und darin einige Fadenpaare. Es ist schwierig zu sagen, ob sich dieser Kern in Telophase oder Prophase befindet. Er befindet sich wohl in Interphase.

Im Hinblick auf das oben Gesagte sei schließlich bemerkt, daß man auch am Vegetationspunkt Kerne antreffen kann, die mehr oder weniger deutliche, typische und die ungefähre Zahl 12 haltende Caryosomen enthalten. In Textfig. 6*d* ist ein solcher Kern schematisch abgebildet. Wir sehen in demselben etwa 14 Caryosomen. Solche Kerne kommen

mutmaßlich nur in Zellen vor, die sich langsamer als die übrigen teilen. Aus den an das Kalyptrogen grenzenden Zellen erwähnten wir ja schon vorher einen ähnlichen Kern (Fig. 8, Taf. XVII). In eingegipsten Wurzeln befinden sich alle Zellen des Vegetationspunktes in typischem Ruhezustand (Textfig. 5). Ebenso findet man typische Ruhestadien überall in Wurzeln, die bei so hoher Temperatur gehalten wurden, daß sie das Wachstum eingestellt hatten (vgl. Textfig. 4).

§ 7. Die Einwirkung verschiedener Fixierungsmittel auf die Vicia-Kerne.

Nach keinem andern Fixierungsmittel als der Flemmingschen Flüssigkeit findet man so zierliche und wechselnde Ruhestadien und Interphasen, wie wir sie oben geschildert haben. Die Flemmingsche Flüssigkeit fixiert auch am naturgetreusten, die Strukturen färben sich nach derselben aber nicht so intensiv wie nach Hermann. Die entsprechenden Kerne erscheinen daher in Hermann-Präparaten inhaltreicher und grobmaschiger als in Flemming-Präparaten. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß nicht auch Hermann ein gutes Fixierungsmittel für die betreffenden Stadien ist. Man findet jedoch hier nicht so viele Typen wie nach Flemming. In Fig. 15—17, Taf. XVII, sind einige Kerne aus einem guten Hermann-Präparat abgebildet. Wie man aus den Figuren sieht, sind sowohl die feinen Fäden wie die Körnchen und Klumpen gleich stark gefärbt. Bei schwächerer Vergrößerung erscheinen die Ruhekerne gleichförmig grobgranuliert.

Einen sehr häufigen Typus stellt der in Fig. 15 abgebildete Kern vor. Die Figur wurde nach einem optischen Schnitt gezeichnet. Das Kerngerüst ist durchaus fädig, die Fäden sind mit Körnchen besetzt. Der in Fig. 17 wiedergegebene Kern war an dem Vegetationspunkt belegen. Wir sehen in demselben einige längsgespaltene Caryosomen, die in Fäden aufgehängt sind. Daneben kommen aber unregelmäßige Massen vor, die wahrscheinlich Artefakte darstellen (vgl. unten). Sonst entspricht wohl dieser Kern den Typen (Fig. 5, 13, Taf. XVII, Fig. 21, Taf. XVIII) aus Flemming-Präparaten. Zum Kern in Fig. 15, Taf. XVII, findet man aber kaum ein Gegenstück in den letztgenannten Präparaten, es wären solcherfalls die Kerne in Fig. 9, 10. Es ist schwierig zu sagen, welches von den beiden Fixierungsbildern man für das naturgetreueste halten soll. Bedenkt man aber, daß nach Hermann sich die dünnen Fäden ebenso stark wie die Körnchen und Klumpen färben, was aber nach Flemming nicht der Fall ist — wenigstens bei normaler Entfärbung in Eisenhämatoxylin —, so sieht der reale Unterschied zwischen den genannten Kernen vielleicht nicht so groß aus. In Fig. 9 und 10 beobachtet man ja zahl-

reiche Fäden, die wegen der schwachen Färbung wenig hervortreten und an diesen Fäden sind wohl gefärbte Klümpchen oder Körnchen zu sehen. In Fig. 15 sind die Fäden wegen der starken Färbung besonders hervortretend, was dem Kern einen scheinbar andern Charakter geben muß. Die verschiedenen Fixierungsbilder ergänzen sich also in gewisser Beziehung. Aber dessenungeachtet ist die Übereinstimmung derselben nicht vollkommen. Es herrscht ein prinzipieller Unterschied, der vielleicht am besten so ausgedrückt wird, daß in FLEMMING mehr und feinere Strukturen als in HERMANN erhalten werden. Dies ist dieselbe Beobachtung, die wir bei *Allium cepa* machten, und welche sich, wie wir unten sehen werden, auch bei den Prophasenbildern bestätigen wird.

Eine sehr schöne Interphase aus einem HERMANN-Präparat liegt in Fig. 16 vor. Auch dieser Kern wurde nach einem Fokalplan gezeichnet. Der Kerninhalt ist sehr gleichmäßig verteilt, der Kern erscheint auch bei schwacher Vergrößerung durchaus gleichmäßig granuliert. Wir sehen in dem Gerüstwerk einige Doppelfadenschlingen. Dieser Kern entspricht anscheinend demjenigen in Fig. 23, Taf. XVIII.

Die typischen Ruhekerne enthalten auch in HERMANN-Präparaten Caryosomen, aber das Gerüstwerk, in dem diese eingebettet sind, ist dicht und stark gefärbt (vgl. Textfig. 2*b*). Das typische Ruhestadium wird übrigens in vielen andern Flüssigkeiten mehr weniger gut konserviert (vgl. Textfig. 2). Die Caryosomen besitzen daher in FLEMMING-, HERMANN-, MERKEL-, KAISER- (vgl. Fig. 19, Taf. XVII) und TELLYESNICZKY-Präparaten etwa dieselbe Zahl. Nur in CARNOY, die die schlechteste der benutzten Fixierungsflüssigkeiten ist, sieht dieses Stadium etwas andersartig aus (Fig. 18, Taf. XVII). Die Caryosomen werden hier abnorm abgerundet oder in andrer Weise entstellt, außerdem wird auch der übrige Kerninhalt schlecht erhalten, und das Färbungsvermögen ist ebenfalls unzuverlässig. Auch in KAISER finden Verlagerungen und Verschmelzungen der Caryosomen statt.

Was die FLEMMINGsche Flüssigkeit anbetrifft, nach der — wie gesagt — die zierlichsten und mannigfaltigsten Ruhe- und Interphasenzustände zu beobachten sind, kann man sich fragen, ob diese verschiedenen Typen der Konfiguration des Caryotingerüstes von wirklichen solchen entsprochen werden, oder ob sie mehr oder weniger ein Ausdruck der verschiedenartigen Einwirkung der Fixierungsmittel in verschiedenen Zellschichten sind. Diese Frage ist nicht eben leicht exakt zu beantworten.

Bekanntlich dringt die FLEMMINGsche Chromosmiumessigsäure ziemlich langsam in die Gewebe hinein, und es ist eine alte Erfahrung, daß

die peripherischen Zellen und Kerne im allgemeinen ein etwas andersartiges Aussehen als die im Innern des Objektes liegenden bekommen. Nach ALFRED FISCHER (1899) beruht dies auf der verschiedenen Diffusionsgeschwindigkeit der einzelnen Bestandteile der Fixierungsflüssigkeit. Nun besteht das Wurzelende nachweislich aus physiologisch verschiedenwertigen Zellen, die Dermatogenzellen sind z. B. etwas anders wie die Pleromzellen beschaffen. In der Wurzelhaube, die ziemlich viele Zellen enthält, ist keine Verschiedenheit in dem Aussehen der peripherisch und der central belegenen Kerne zu beobachten. Alle diese Kerne befinden sich in typischem Ruhezustand. In dem Wurzelkörper selbst sind die Übergänge zwischen den verschiedenen Kerntypen meistens plötzlich, während bei der oben genannten differenten Wirkung der Bestandteile der Fixierungsflüssigkeit nur allmähliche Übergänge vorkommen oder erwartet werden können. Die erste hypodermale Schicht weist z. B. häufig einen andern Ruhekerntypus als das Dermatogen auf. Mehrere andre Beispiele dieser Art können aus der obigen Beschreibung leicht zusammengestellt werden. Ich muß daher annehmen, daß die verschiedenen Ruhekern- und Interphasetypen in den FLEMMING-Präparaten häufig durch wirkliche Verschiedenheiten der Caryotinverteilung in den Kernen der lebenden Wurzelspitzen entstanden sind. Dagegen wird die Konfiguration des Caryotins im Leben wohl niemals exakt wiedergegeben (vgl. S. 214), und ebenso kann nicht die Möglichkeit einer verschiedenartigen artifiziellen Modifizierung in verschiedenen Zellschichten ganz außer Betracht kommen. Die Interphasen, wo das Caryotin nicht hauptsächlich in großen und wenigen Caryosomen vorkommt, sind offenbar empfindlicher als die typischen Ruhekerne. Auf eine treue Erhaltung der feinsten Teile des Gerüstes kann man wohl niemals hoffen. Im Leben können nun nicht mit Sicherheit die verschiedenen Typen der Interphasen, die wir oben beschrieben haben, wiedergefunden werden. Dies kann aber nicht so viel gegen ihre Präformation sagen, denn in die dicht gebauten Kerne ist es im Leben überhaupt sehr schwierig, einen ausreichend tiefen Einblick zu bekommen. Ein Vergleich der Stadien bei verschiedener Fixierung ergibt nun, daß in den kurzen Interphasen das Caryotin nicht in großen Caryosomen vorkommt. Für die Realität der einzelnen Varianten, die im FLEMMING-Material beobachtet werden, spricht außerdem der Umstand, daß in ZENKER-Material entsprechende Typen beobachtet werden. Die ZENKERsche Flüssigkeit scheint die einzige zu sein, die mit den im FLEMMING-Material sich befindenden Kernen vergleichbare Bilder liefert. Sonst findet man bei andersartiger Fixierung nur einzelne Typen wieder, was entweder mit Färbungsverhältnissen

(wie bei HERMANN) oder damit zusammenhängt, daß die übrigen Flüssigkeiten nur die gröbsten Strukturen einigermaßen vollständig erhalten.

Daß aber auch in FLEMMING-Material bisweilen Artefakte erzeugt werden, die die gröberen Strukturen betreffen, davon bin ich überzeugt. Wir erwähnten schon oben einige zweifelhafte Kerntypen (S. 234). Hier will ich die Aufmerksamkeit auf den in Fig. 22, Taf. XVIII, abgebildeten Kern richten. Der Nucleolus ist in dieser Figur eigentümlich beschaffen. Seine Oberfläche ist dicht mit kleinen Warzen besetzt. Von diesen gehen in radiärer Richtung ausgespannte Fäden aus, in welchen der Nucleolus suspendiert ist. Ich kann nicht umhin, diese Erscheinung für ein Artefakt zu halten. Vielleicht ist ein Teil des Kerngerüstes unter Einwirkung des Fixierungsmittels an die Oberfläche des Nucleolus geklebt worden, oder auch wurden die Warzen bei der immer eintretenden Kontraktion desselben ausgezogen.

Textfig. 8.



Fragment eines Kerns aus einer während einiger Stunden in einer Mischung von 10% KNO_3 und 1% Pepton gehaltenen Wurzel. FLEMMING-Fix. Hämatoxylin.

Der in Fig. 22 dargestellte Kern scheint aber auch in andern Beziehungen abnorm zu sein. Er enthält durch Fäden verbundene isodiametrische oder längliche Klumpen und Scheiben. Aus guten Gründen neige ich dazu, dergleichen Klumpen für Artefakte anzusehen. In einer Wurzel, die einige Stunden in einer Mischung von 10% KNO_3 und 1% Pepton gehalten wurde, enthielten die meisten Kerne nach Fixierung in FLEMMING und Färbung in Eisenhämatoxylin ein wie in Textfig. 8 aufgebautes Gerüst. Da die Zellen in der genannten Lösung plasmolysiert werden, hatte in ihnen eine beträchtliche Autolyse stattgefunden. Die erwähnten Strukturen sind also mutmaßlich durch eine Autolyse oder beginnende Absterbung des Caryotins entstanden. Der in Fig. 22, Taf. XVIII, abgebildete Kern lag in dem Plerom, also in demjenigen Teil der Wurzelspitze, in welche die Fixierungsflüssigkeit am spätesten eindringt. Häufig hat das Aussehen der Pleromkerne in mir den Gedanken erweckt, daß die Fixierung im Plerom nicht so gut ist, wie in dem Periblem[1]). An den Spirem- und Metaphasestadien kann man jedoch keinen Unterschied zwischen den peripheren und den centralen Zellen erblicken. Ich halte es aber nicht für unwahrscheinlich, daß die vacuolisierten Platten in den

[1]) Vielleicht ist diejenige Zellschicht, die später die Endodermis bildet, schon früh durch geringere Permeabilität gekennzeichnet. Die Endodermiszellen sind bebekanntlich z. T. verkorkt oder verdickt.

sich im Plerom befindenden Kernen (Fig. 6, Taf. XVII; Fig. 21, 22, Taf. XVIII) ähnliche Artefakte wie in Textfig. 8 vorstellen.

Das eingehende Studium der in diesem Abschnitt besprochenen Stadien wird natürlich durch die erwähnten Verhältnisse erschwert, ich glaube aber, daß wir oben die wichtigsten Strukturen erwähnt haben, die hinsichtlich ihrer Präformation verdächtig sind. Wir haben aus unsern Erörterungen gelernt, daß die Interphasen um so schwieriger zu konservieren sind, je kürzer sie dauern — dieses, weil ihr wesentliches Merkmal in der gleichmäßigen und ziemlich feinen Verteilung des Caryotins liegt — und daß schmächtige Strukturen immer die Gefahr laufen, bei der Fixierung verzerrt, aufgelöst oder unempfänglich für die Farbe zu werden. Das Merkmal des typischen Ruhekerns besteht dagegen in dem Besitz der groben und wenigen Caryosomen, die fast immer bei der Fixierung erhalten werden. Die Alterierung der feineren Strukturen (des Gerüstwerks) bedeutet hier weniger: Der Kern behält dessenungeachtet seinen morphologischen Charakter bei. Wenn ein genauer und in die Einzelheiten gehender Einblick in die Organisation des in Interphase befindlichen Kernes bei dem derzeitigen Stand unsrer Methodik ausgeschlossen ist, haben wir jedoch feststellen können, was sein morphologisches Merkmal ist, und dies kann als wichtig genug betrachtet werden.

Im Hinblick auf die z. B. in Fig. 16, Taf. XVII, und Fig. 23, Taf. XVIII, beobachteten Doppelfadenschlingen sei es bemerkt, daß ihre Präformation zwar nicht völlig bindend bewiesen werden kann, sie wird aber wahrscheinlich gemacht, erstens durch den Umstand, daß man die Doppelfäden sowohl in Flemming (Fig. 23) wie in Hermann (Fig. 16) und in Zenker beobachtet, zweitens spricht für Präformation die Tatsache, daß man den genetischen Zusammenhang dieser Fäden mit sowohl den längsgespaltenen und vacuolisierten Telophasechromosomen wie mit den längsgespaltenen Spiremfäden feststellen kann. Wir sehen also, daß uns auch ein partieller Einblick in die feinere Organisation des Interphasekerns vergönnt ist. In ganz derselben Weise, wie soeben erwähnt, wird auch die wahrscheinliche Präformation der längsgespaltenen Caryosomen in z. B. Fig. 21, Taf. XVIII, erwiesen.

Die Merkelsche Flüssigkeit konserviert die typischen Ruhekerne gut. Das Färbungsvermögen nach Benutzung dieses Konservierungsmittels ist auch ebenso gut wie nach Flemmings Chromosmiumessigsäure. In Fig. 12*a*, Taf. XVII, ist ein Kern aus einer hypodermalen Zelle aus einem Merkel-Präparat genau abgebildet. Man vergleiche hierzu die entsprechenden Fig. 5 und 13 aus Flemming-Präparaten. Einen Merkel-Kern in mehr oder weniger typischer Ruhe habe ich auch in Fig. 12,

Taf. XVII, abgebildet. Die feineren Caryotinstrukturen werden, wie aus dieser Figur ersichtlich ist, weniger gut konserviert, daher werden in MERKEL die Interphasen nur unvollkommen erhalten. Nur die gröberen Teile des Caryotingerüstes werden hier — ebenso wie in TELLYESNICZKY und KAISER — erhalten, was die falsche Vorstellung erwecken kann, daß auch die Interphasen typische Caryosomen enthielten.

Die FLEMMINGsche Flüssigkeit ist auch ein gutes Plasmakonservierungsmittel. Ebenso die HERMANNsche Osmiumplatinchloridmischung. Nach Behandlung mit MERKEL bekommt das Protoplasma ein auffallend zerrissenes Aussehen, in CARNOY wird es sehr unregelmäßig und verklumpt. Die KAISERsche Sublimatessigmischung scheint einen Teil des Zellinhalts aufzulösen. Wenigstens färbt sich das Protoplasma sehr mangelhaft, was macht, daß die Kerne und Kernteilungsbilder um so schöner hervortreten. Auch ZENKER und TELLYESNICZKY scheinen in ähnlicher Weise das Protoplasma zum Teil aufzulösen oder seine Färbbarkeit herabzusetzen.

Vielleicht wirken die erwähnten Flüssigkeiten auch zum Teil lösend auf den Kerninhalt. Besonders nach Behandlung mit der KAISERschen Flüssigkeit sieht man in den Interphasekernen kein zusammenhängendes Caryotingerüst: Meistens liegen gefärbte Körner in einer hyalinen Grundmasse eingebettet.

Die FLEMMINGsche Flüssigkeit dagegen fällt alle Arten von Eiweißstoffen (siehe FISCHER, 1899). Ein Vergleich mit HERMANN-Präparaten lehrt, daß die hyalinen Strukturen im Kern nur wegen ihrer leichteren Entfärbung als solche hervortreten. —

Schließlich seien einige Bemerkungen über die Nucleolen hinzugefügt. Im Leben schließt ja das Gerüst dicht an die Oberfläche des Nucleolus an. In den Präparaten ist dieser aber meistens von einem hellen Hof umgeben (vgl. Textfig. 2). Sehr eigentümlich gestaltete Nucleolen habe ich in einem MERKEL-Präparat gesehen. In CARNOY werden die Nucleolen ebenfalls sehr entstellt, wie man aus Fig. 18, Taf. XVII, ersehen kann. — Die Nucleolen kommen in den Kernen in Einzahl oder Zweizahl vor, nicht selten sieht man ellipsoidische oder biskuitförmige Nucleolen (vgl. Fig. 6, 9, Taf. XVII; Fig. 21, Taf. XVIII). Ich finde aber keine Belege für eine Teilung derselben (LAWDOWSKI).

§ 8. Literatur über Vicia.

Betreffend die Struktur des Kerngerüstes bei *Vicia faba* haben ZIMMERMANN, LAWDOWSKI und HOTTES Angaben hierüber gemacht. Nach ZIMMERMANN (1896, S. 26, Fig. 4 u. 13 *B*) sollen die alten Hauben-

zellen »gleichzeitig große und kleine Chromatinkugeln« enthalten. Die »kleinen Chromatinkugeln« entsprechen nach unsern Befunden dem Kerngerüst, das bei der von ZIMMERMANN benutzten Fixierung (Essigsäure + Quecksilberchlorid) eine körnige Struktur bekommen dürfte. LAWDOWSKI (1894) scheint auch in dem Kerngerüst besonders ausgebildete Körper beobachtet zu haben. HOTTES (1901) beschreibt für die Ruhekerne des Vegetationspunktes »ein dichtes, gleichmäßig ausgebreitetes Netz, in dem sich hier und da größere Chromatinkörper befinden« (vgl. meine Fig. 5, 8, Taf. XVII). Die Ruhekerne in der Region der regsten Teilung besitzen »ein dichtes, aus feinen Fäden bestehendes Netzwerk« (vgl. meine Fig. 6, 9—11, Taf. XVII; Fig. 23, Taf. XVIII). In der dritten Region der Wurzel nach SACHS sei der Kern »von einem feinen Netzwerk mit relativ wenigen Chromatinkörpern durchsetzt« (vgl. die von mir abgebildeten typischen Ruhekerne).

Abschnitt III. Cucurbita pepo.

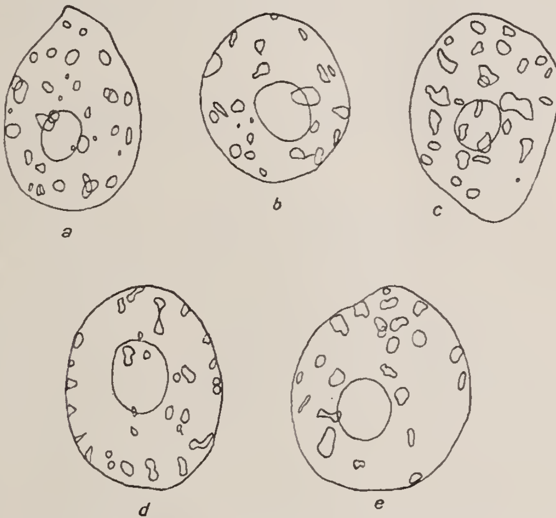
Ruhekern. In den Ruhekernen der Wurzeln von *Cucurbita pepo* ist fast alles Caryotin in Caryosomen gesammelt. Auch im Leben sieht man in der Kernhöhlung keine andern geformten Strukturen als die Caryosomen, diese treten hier aber nicht besonders deutlich hervor (LUNDEGÅRDH, 1912c). Sie scheinen aber in FLEMMING, HERMANN, MERKEL und KAISER gut konserviert zu werden. Die Ruhekerne sehen nach Fixierung in diesen Flüssigkeiten etwa in übereinstimmender Weise aus, das immer lockere und unbedeutende Gerüstwerk wird nur in KAISER sehr unscheinbar, während es nach HERMANN-Fixierung am stärksten hervortritt. Die Fixierungsflüssigkeiten entfalten auch bei diesem Objekt ihre in den vorhergehenden Paragraphen ausführlich besprochenen Eigenschaften, nur sind die Kerne bei *Cucurbita*, wegen der vorzugsweisen Anhäufung des Caryotins in Klumpen, leichter zu fixieren als diejenigen bei *Allium* und *Vicia*. Daher leistet eine solche Flüssigkeit wie KAISER, die sich kaum für die beiden letztgenannten Objekte bewährt, bei *Cucurbita* in den Ruhestadien und Prophasen gute Dienste.

In Fig. 24, Taf. XVIII, ist ein Kern nach einem mit Eisenhämatoxylin gefärbten KAISER-Präparat abgebildet. In der Wurzelhaube sehen alle Kerne etwa wie Fig. 24 aus, sie besitzen ein sehr spärliches Gerüstwerk, ein paar Nucleolen und eine größere Anzahl zum Teil recht große Caryosomen, die an der Kernmembran liegen. Diese Caryosomen besitzen eine relativ sehr konstante Zahl. In Fig. 24 zählt man deren 24. Diese Zahl wiederholt sich sehr oft, von einer völlig konstanten Caryosomenzahl darf man jedoch nicht sprechen, denn man findet nicht selten etwas

mehr Caryosomen. In Textfig. 9*a* und *c* sind zwei mit FLEMMING fixierte Kerne aus der Epidermis abgebildet. In Textfig. 9*a* zählen wir 33 Caryosomen, wovon aber sechs sehr klein sind, in Fig. 9*c* finden wir 27—28 Caryosomen. In Fig. 9*b* ist die Zahl 23, in 9*d* und *e* findet man bzw. 30 und 23 Caryosomen. Einige Caryosomen in den typischen Ruhekernen sind zumeist längsgespalten (Fig. 24, Taf. XVIII).

Interphase. Der Unterschied zwischen typischen Ruhekernen und solchen in Interphase ist bei *Cucurbita* nicht so groß wie bei *Vicia faba*.

Textfig. 9.



Typische Ruhekerne aus einer Wurzel von *Cucurbita pepo*. FLEMMING-Fix. Die Zahl der Caryosomen ist in *a* 27—33, in *b* 21—23, in *c* 27—28, in *d* 30, in *e* 23.

Auch in den Interphasekernen des Urmeristems findet man in den meisten Fällen Caryosomen, die in einem spärlichen Gerüstwerk liegen. Betreffend die Präformation der Strukturen der Ruhekerne sei bemerkt, daß die Caryosomen bei den oben genannten Fixierungen gut erhalten werden, so daß man hier noch weniger als bei *Vicia* Anlaß hat, eine artifizielle Entstehungsweise derselben zu behaupten. Jedoch ist es natürlich nicht ausgeschlossen, daß nicht einzelne Verklebungen stattfinden können, oder daß die sehr kleinen Klumpen von ähnlichen im Leben nicht entsprochen werden, die Zahlenverhältnisse scheinen mir aber dafür zu bürgen, daß Artefakte in den betreffenden Fällen jedenfalls keine bedeutende Rolle spielen. Dagegen könnte das Gerüstwerk wohl beim Fixieren entstanden sein, denn man sieht im Leben nichts davon. Es

könnte wohl auch unsichtbar gewesen sein. Jedenfalls gilt über die Naturgetreuheit solcher feiner Strukturen das, was wir in den vorhergehenden Paragraphen auseinandergesetzt haben.

Die Caryosomen in den interphasischen Kernen sind zumeist etwas langgestreckt, während sie in typischen Ruhekernen mehr rundliche Gestalten aufweisen. Das Gerüstwerk ist dort auch fädiger und die Caryosomen hängen häufig mit Fäden zusammen oder sind in Fäden aufgehängt (Fig. 25, 26, Taf. XVIII).

Die Nucleolen sind im allgemeinen groß, bisweilen sehr groß, und liegen in der Regel in einem hellen Hof, der wohl durch Zusammenziehung des Nucleolus beim Fixieren entstanden ist. Das Gerüstwerk und die darin enthaltenen Caryosomen nehmen häufig nur eine dünne periphere Schicht des Kernes ein.

In den interphasischen Kernen in der Teilungsregion liegen die Caryosomen in der Regel nicht, wie in der Wurzelhaube, an der Membran.

Literaturangaben. Die Ruhekerne von *Cucurbita pepo* wurden eingehend von Zacharias (1895, S. 217) untersucht. Zacharias fand Caryosomen oder »Pseudonucleolen« sowohl in den Meristemzellen der Wurzelspitze und dem Cambium wie in jungen Siebröhren- und Gefäßgliedern, Geleit- und Rindenparenchymzellen. In den Cambialzellen und in den Meristemzellen der Wurzelspitze sind die Caryosomen nach Zacharias kleiner als in den somatischen Zellen, sogar »von außerordentlicher Kleinheit«. Zacharias (1895, S. 220) hat auch beobachtet, daß das Gerüst bisweilen sehr dicht sein kann (wohl in typischen Ruhekernen), und daß die Caryosomen in diesen Fällen undeutlich oder gar nicht erkannt werden. Das Aussehen des Kernes nähert sich dann demjenigen der *Vicia*- oder *Allium*-Kerne und dieser Umstand lehrt, daß es mißlich sein kann, bestimmte und konstante Kerntypen für gewisse Pflanzen zu behaupten. Wir können auch aus dem Erwähnten ein neues Argument für die Behauptung nehmen, daß die spezielle morphologische Konfiguration des Kerngerüstes für den Vorgang der Ausdifferenzierung der Chromosomen nebensächlich ist.

Die interphasischen Kerne in der Teilungsregion der Wurzelspitze besitzen — wie oben erwähnt — häufig deutliche Caryosomen, die ich nicht wie Zacharias als »außerordentlich klein« bezeichnen kann. Sie sind zumeist länglich und mit Fäden verbunden, und überhaupt scheinen sie nicht so isoliert und ihre Substanz nicht so streng lokalisiert zu sein, wie in den typischen Ruhekernen (vgl. Fig. 26 mit Fig. 24 und Textfig. 9). Auch ist ihre Zahl dort nicht so konstant oder innerhalb so enger Grenzen schwankend, wie in diesen Kernen. In Fig. 25 sieht man mehr als 30,

in Fig. 26 etwas weniger Caryosomen, die ziemlich verschiedener Größe sind. Diese Klumpen sind zum Teil deutlich längsgespalten (Fig. 25).

Vergleich des *Cucurbita*-Typus mit den *Allium*- und *Vicia*-Typen. In *Cucurbita* besitzen wir einen Pflanzentypus, wo die Caryosomen eine vorherrschende Zustandsform des Caryotins sind. In *Allium* besaßen die Caryosomen eine sehr untergeordnete Bedeutung für die Morphologie des Kernes und in den Interphasen war dort überhaupt von solchen Bildungen nichts zu sehen. In *Vicia* waren sie regelmäßig vorkommende Bildungen in typischen Ruhekernen und länger dauernden Interphasen; sie wiesen aber hier eine ziemlich schwankende Zahl auf. In *Cucurbita* endlich scheint fast alles Caryotin in Caryosomen gesammelt zu sein, solche kommen sowohl in typischen Ruhekernen wie in den Interphasen vor, besitzen immer eine nicht viel schwankende Zahl und werden in der Prophase direkt zu Chromosomen entwickelt (Kap. II, Abschn. 3).

Kap. II. Chromosomenbildung.

Abschnitt I. Allium cepa.

§ 1. Allgemeines. Wirkung der Fixierungsmittel.

Es stellte sich in Kap. I, § 1 als wahrscheinlich heraus, daß die länglichen, häufig wie längsgespalten aussehenden Bildungen in Fig. 1 und 3, Taf. XVII, Chromosomenanfänge sind. In der Tat kann man alle Übergänge und Verbindungsglieder zwischen Kernen mit typischem Spirem und den eben besprochenen Kernen beobachten, in welchen also eine allmähliche Ausbildung der Spiremschlingen verfolgt werden kann.

In den Fig. 4, Taf. XVII; Fig. 29, 30*a*, Taf. XVIII können wir den Verlauf der progressiven Veränderungen innerhalb des Kernes in der Prophase verfolgen. Fig. 4, Taf. XVII, kann sehr wohl als ein etwas vorgeschritteneres Stadium als Fig. 1 oder 3 betrachtet werden, wir erblicken nämlich in jener Figur ein lockeres Netzwerk und eine längere und besser ausgebildete, außerdem längsgespaltene Chromosomenschlinge als in Fig. 1 und 3. In Fig. 29, Taf. XVIII, sind schon mehrere solche Schlingen ausgebildet worden, und die Längsspaltung kann besonders schön an der rechten Schlinge beobachtet werden.

Aber nicht alle Interphasekerne sehen wie Fig. 1 und 3, Taf. XVII, aus, in andern Kernen dieser Art können besonders hervortretende Klumpen oder Schlingenfragmente fehlen. Während in Fig. 4 und 29 die Spiremschlingen durch Verlängerung und weitere Ausbildung der Anlagen in Fig. 1 und 3 entstanden zu sein scheinen, machen andre Kerne

den Eindruck, daß das vorher gleichförmig in der Kernhöhlung verteilte Gerüstwerk sich in gewissen Zügen geordnet hat.

Ich kann nicht bestimmt sagen, ob diese Deutungen dem wirklichen Verhältnis entsprechen, es erscheint mir jedoch wahrscheinlich. Eine prinzipielle Bedeutung sollen wir wohl kaum den Verschiedenheiten bei der anfänglichen Ausbildung des Spirems aus dem einen oder dem andern Ruhekerntypus zuschreiben. Sind Caryotinklumpen schon vorhanden, ist das Caryotin mit andern Worten schon zum Teil lokalisiert, so kann dies wohl bei der entschiedeneren Lokalisation in der Prophase erleichternd wirken, wir müssen uns aber erinnern, daß die Klumpen nicht in der Chromosomenzahl auftreten. Anderseits muß eben der Vorgang der Lokalisation in beiden Fällen denselben Gesetzen gehorchen.

In den späteren Stadien, wie in Fig. 30*a* und 31, sieht die Prophase immer in derselben Weise aus, das Caryotin ist gleichmäßiger längs den Schlingen verteilt und diese variieren nur in der Dicke. Dieses bestärkt uns in der Auffassung, daß die spezielle Gestalt der vorgebildeten Caryotinklumpen oder -schlingen keine prinzipielle morphologische Bedeutung für die Spirembildung hat.

Vergleicht man die erwähnten, aus Flemming-Material stammenden Bilder der Prophase mit den entsprechenden Stadien an lebendem Material, so findet man, daß bei der Fixierung unzweifelhaft nicht unbedeutende Alterationen stattgefunden haben. Das Caryotin weist im Leben eine sehr zierliche Anordnung auf[1]), während es in fixiertem Zustande ziemlich verworren erscheint. Und doch stammen die eben abgebildeten Kerne aus einem meiner besten Präparate! Ich bin der Überzeugung, daß mit unsern heutigen technischen Hilfsmitteln keine bessere Fixierung dieser Stadien zu erzielen ist.

Je feiner verteilt das Caryotin ist, um so empfindlicher ist die Struktur oder die Konfiguration desselben gegen äußere Eingriffe. Daher kann die feine Organisation des Caryotingerüstes im Ruhekern nicht konserviert werden — wie wir oben gelernt haben —, und daher ist die Fig. 4 nicht ganz naturgetreu, d. h. sie gibt nicht genau die Konfiguration des Caryotins im Leben wieder.

Worin die durch die Fixierungsflüssigkeiten hervorgerufene Deformation oder Alteration besteht, ist nicht eben leicht zu sagen. Wir haben aber anzunehmen, daß die feinen Caryotintropfen oder -stränge, die wir in den lebenden Kernen erblicken, in der Fixierungsflüssigkeit eine Kontraktion erfahren; daß sie mehr oder weniger deformiert werden;

[1]) Vgl. Lundegårdh, 1912 c, Fig. 2—4, Taf. II.

daß Fäden durch Ausfällung oder Ausziehung usw. entstehen. Auch können die feinsten Elemente verklebt werden, wodurch unter Umständen besondere, aber artifizielle Bildungen entstehen können.

Wenn also der fixierte Kern in den Einzelheiten ein verzerrtes und weniger zuverlässiges Bild des lebenden Kernes ist — und dies, wie ich nochmals ausdrücklich hervorhebe, auch bei der bestmöglichen Fixierung — kann er jedoch, als Totalbild betrachtet, den Verlauf der Schlingen oder allgemein die Verteilung des Caryotins ziemlich gut vorführen. Auch können in dem fixierten Kern gewisse Einzelheiten, wie die Längsspaltung der Schlingen, studiert werden, weil die Längsspaltung wenigstens stellenweise, auch bei ziemlich starker Deformation noch unterscheidbar ist. Ohne Zweifel wird sie aber in vielen Fällen völlig verwischt. Daß aber Längsspalten artifiziell erzeugt würden, erscheint mir weniger wahrscheinlich.

Aus dem hier Gesagten geht unmittelbar hervor, daß das fixierte Material keinen genauen Aufschluß über die Einzelheiten der Kernstruktur in den Anfangsstadien der Chromosomenbildung geben kann. Wir können aber mit diesen Präparaten einen Schritt weiter kommen als bei der Verwendung von lebendem Material. Es ist eine unzweideutige Tatsache, daß die Spiremfäden sehr früh angelegt werden, daß aber der Vorgang sich nicht mit der Vorstellung von der Verkürzung eines einzigen Spiralfadens vereinen läßt. Auch stellen wahrscheinlich die länglichen Bildungen in Fig. 1 und 3 Anlagen zu Spiremschlingen dar. Sie sind zum Teil längsgespalten, und diese Spaltung soll wie der Anfang der Metaphasenspalte betrachtet werden.

In Fig. 31, Taf. XVIII, ist ein junges Spirem sehr genau wiedergegeben. Durch Vergleich dieses schönen Kernes mit dem entsprechenden Stadium am lebenden Material (vgl. Lundegårdh, 1912c, Fig. 4, Taf. II) kommt man zu der Auffassung, daß die Flemmingsche Flüssigkeit hier eine recht naturgetreue Fixierung geleistet hat. Die Spiremschlingen, die noch miteinander durch feine Fäden verbunden werden, sind deutlich doppelt aufgebaut.

Durch ein abnormes Zusammenfließen des Caryotins entstehen wohl die Klumpen, Massen und isodiametrischen, ausgehöhlten Bildungen, die man stellenweise in Fig. 30*a* und 31 erblickt. Tatsächlich sind die Spirembänder im Leben anfangs ziemlich unregelmäßig, jedoch ist in ihnen unverkennbar eine Doppelstruktur ausgebildet, und später werden sie auch glatter.

Getrennte Chromosomenindividuen sind in den frühesten Stadien schwierig zu unterscheiden. Die Klumpen in Fig. 1 und 3 sind

keineswegs als »Chromosomencentren« zu betrachten, denn sie treten nicht in bestimmter Zahl auf. Es kann sehr wohl eintreffen, daß bei der Auflösung eines Telophasechromosoms zwei oder mehrere Klumpen entstehen und es ist nicht zu entscheiden, ob diese wieder zu einem Spirembband vereint werden. Auch bei der Spirembildung können in den frühesten Stadien getrennte Chromosomenindividuen selten unterschieden werden. Etwas später, etwa in dem Stadium, das durch Fig. 30*a* und 31 vertreten wird, kann man aber schon einzelne isolierte Schlingen beobachten. In Fig. 31 (rechts) sehen wir wenigstens eine schön ausgebildete und relativ freiliegende Schlinge. Schon in Fig. 29 sind frei endigende Doppelfäden zu beobachten, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß die frei liegende Schlinge in Fig. 4 ein einziges junges Chromosom darstellt.

Während dieser frühen prophasischen Stadien sind die unregelmäßigen und zart gebauten Bänder und Schlingen harmonisch in der Kernhöhlung verteilt. Alle diejenigen Orte, nach welchen das Caryotin gezogen wird, scheinen also eine gleiche Anziehungskraft auf dasselbe auszuüben. Wenn z. B. das Caryotin von Anfang an eine ungleichmäßige Verteilung hat, wie es mit den Kernen vom Typus 1, 3 und 4 der Fall sein dürfte, verschwindet diese nach und nach. Unter Beibehaltung der harmonischen Verteilung des Caryotins sind jedoch in den einzelnen Fällen zahlreiche Variationen der gegenseitigen Lage der Schlingen zu verzeichnen.

§ 2. Die Längsspaltung der Chromosomen bei Allium.

Die Längsspaltung wird, wie man an den Figuren ersieht, sehr früh angelegt. Eventuell ist die Doppelkeit der Chromosomenanlage schon in der Interphase vorgebildet. Und dieser dualistische Bau der Chromosomenanlagen bzw. Spiremfäden wird in der früheren Prophase kontinuierlich erhalten (Fig. 29—33, Taf. XVIII). Untersuchungen sowohl von lebendem wie in verschiedener Weise fixiertem und gefärbtem Material haben ebenfalls gezeigt, daß die Längsspalte der Chromosomenbänder durch die ganze Prophase ihre Kontinuität erhält. Die gegenteiligen Angaben Fräulein Bonnevies hängen wahrscheinlich mit der Tatsache zusammen, daß die Spalte im fertigen Spirem manchmal enger wird und unter dem Einfluß der Fixierungsmittel bzw. bei ungünstiger Färbung ganz verdeckt werden kann. Andernorts habe ich ausführlicher hierüber berichtet. In dieser Abhandlung (1912d) wird auch das weitere Schicksal der Spiremfäden bis an die Anaphase näher geschildert.

Hier haben wir nun zunächst Stellung zu den Verfassern zu nehmen, die sich früher mit demselben Objekt beschäftigt haben.

§ 3. Diskussion der Literatur über die Prophase bei Allium. Weiteres über die Längsspaltung.

Zuerst sei eine Auffassung von Němec, Bonnevie erwähnt, nach der in der Teilungszone die Teilungen so schnell aufeinander folgen sollen, daß die telophasischen Kerne mit noch unterscheidbaren Chromosomen direkt in die Prophase übergehen würden. A priori dürfte ein solches Verhältnis nicht unwahrscheinlich erscheinen, in Wirklichkeit sind aber die Verhältnisse etwas komplizierter. Ich habe keine Fälle beobachtet, in denen man eine Interphase mit ganzen Chromosomen, der Interkinese Grégoires entsprechend, behaupten könnte. Die Zwischenstadien in der Teilungszone der Wurzel von *Allium cepa* sind nach unsrer obigen Beschreibung entweder wie in Fig. 2 oder wie in Fig. 1 und 3 beschaffen, d. h. sie besitzen nur fein verteiltes Caryotin oder dieses kommt außerdem in länglichen, häufig längsgespaltenen Klumpen vor. Diese Klumpen sind aber höchstens als Fragmente der stark aufgelösten Telophasechromosomen zu betrachten, treten aber nicht in der Zahl der Chromosomen auf und besitzen, wie wir oben dargelegt haben, eine mehr sekundäre Bedeutung bei der Spirembildung: Sie sind mit andern Worten keine »Chromosomencentren«.

In der Tat scheint bei vegetativen Teilungen eine Interphase ein unerläßliches Stadium zu sein. Der Kern muß wohl auch eine Wachstumsphase durchmachen, wenigstens muß die Zelle zwischen jeder Teilung nicht unbeträchtlich anwachsen. Dagegen besitzen die Kerne in der Interphase vielleicht etwas mehr Caryotin als solche in typischer Ruhe, und sie unterscheiden sich von diesen häufig durch den Besitz von Doppelfäden und länglichen Klumpen. Wie wir oben gefunden haben, verlaufen die ersten Stadien der Prophase etwas verschieden, je nachdem der Kern in Interphase nur feinverteiltes Caryotin oder zugleich Klumpen enthalten hatte. Diesen Verschiedenheiten konnten wir aber keine prinzipielle Bedeutung beilegen. Ebensowenig ist es von prinzipiellem Gewicht, daß das Spirem je nach dem besonderen Charakter der Zelle ein etwas verschiedenes Aussehen aufweist (Variation der Dicke der Fäden usw.). Es erscheint mir daher unnötig, mit Němec verschiedene Typen des Spirems zu unterscheiden. Von den drei Typen Němecs (1899, S. 317) ist außerdem, nach dem oben Gesagten, der erste nicht real. Grégoire (1906) beschreibt zwei Typen des Spirems und unterscheidet demnach zwei Varianten der Spirembildung. In dem einen Falle soll das Spirem immer eine gewisse Dicke und Kürze beibehalten (Grégoire a. a. O. 1906, Fig. 11, 13, 19, Taf. I, II). In dem andern

Falle soll sich »la bande chromosomique« in einen sehr langen und zickzackförmigen Faden entwickeln (dérouler), «comme s'il était constitué d'une série de petits arcs de cercle placés bout à bout» (GRÉGOIRE 1906, Fig. 14, 15). GRÉGOIRE schreibt diesen beiden Typen eine große theoretische Bedeutung zu.

Nach NĚMEC (1899, S. 318) und Miss MERRIMAN (1904) soll das Spirem aus »Chromatinscheiben« und »achromatischer Verbindungssubstanz« aufgebaut sein, nach Fräulein BONNEVIE (1908) soll es aus »chromatischen Spiralfäden« bestehen. Beide Auffassungen sind unrichtig. Sowohl im Leben wie in fixierten Präparaten scheint das Spirem von einer physikalisch einheitlichen Substanz zu bestehen, dies geht mit hinreichender Klarheit aus meinen Untersuchungen, sowie aus denjenigen GRÉGOIRES hervor. Fräulein BONNEVIES Auffassung muß auf groben Täuschungen beruhen. Ich habe niemals etwas Ähnliches, wie sie beschreibt und abbildet, gesehen.

Von den Veränderungen, die das Kerngerüst beim Verlassen des Ruhezustandes erleidet, gibt GRÉGOIRE (1906, S. 328) eine gute Beschreibung. «C'est comme si, dans ce réseau, on avait fait passer un râteau. Image seulement, car ce que s'est réellement produit, c'est une concentration». Die Spiremfäden erscheinen nach ihm «alvéolo-réticulaires, spongieuses, présentant la substance chromosomique, — chromatophile dans toute son étendue, — distribuée d'une façon assez irrégulière en membranules, en lamelles, en filaments». Diese Beschreibung, die sich auf HERMANN-Präparate bezieht, stimmt auch gut mit dem überein, was wir an FLEMMING-Präparaten beobachtet haben.

Miss MERRIMAN und Fräulein BONNEVIE hegen sehr eigentümliche Auffassungen über die Prophase bei *Allium cepa*. Nach MERRIMAN (1904) sollen die Spiremfäden aus aneinandergereihten Tetraden von Chromatinkörnern bestehen, die durch »Linin« zusammengehalten würden. Nach der zutreffenden Kritik GRÉGOIRES (1906) erscheint es mir überflüssig, diese Auffassung, die von "preconceived ideas of the individuality of the chromatin granules" ausgeht, näher zu beleuchten. Miss MERRIMAN scheint auch ziemlich schlecht konserviertes Material benutzt zu haben, denn solche Bilder, die sie in ihren Fig. 5—7 wiedergibt, habe ich in guten FLEMMING-Präparaten niemals gesehen. Zugleich sind wohl die sämtlichen Abbildungen Miss MERRIMANS in ungeeigneter Weise schematisiert worden.

Dasselbe gilt für Fräulein BONNEVIES Figuren über *Allium*. Wie oben erwähnt, ist ihre Auffassung von einer Spiralstruktur der Spiremfäden unrichtig, man kann aber in Anschauung der unregelmäßigen

Kleinstruktur der Spiremfäden wohl verstehen, daß eine solche Auffassung bei ein wenig oberflächlicher Betrachtung der Spiremstadien entstehen kann.

Was die Längsspaltung anbetrifft, ist diese von den sich mit *Allium* beschäftigenden Autoren in sehr verschiedener Weise aufgefaßt worden. Nach Schaffner (1898) soll die Längsspaltung erst in der Metaphase, nach Němec (1899) in dem fertigen Spirem eintreten, während Miss Merriman, Grégoire und Fräulein Bonnevie sie schon in dem jungen Spirem gesehen haben. Miss Merriman faßt aber die Längsspaltung in unrichtiger Weise auf, indem sie von »tetrads« spricht (vgl. ihre Fig. 2—4). Die ersten Entwicklungsstadien des Spirems hat sie offenbar nicht beobachtet. Nach ihr soll ferner das Spirem einen ausgehöhlten viereckigen Querschnitt besitzen (vgl. ihre Fig. 8, 16, 19).

Grégoire hat auch an Querschnitten durch das Spirem eine ähnliche Struktur desselben gefunden (a. a. O. 1906, S. 329 und Fig. 12, Taf. I). Auch ich habe an 2 μ dünnen Schnitten ganz ähnliche Bilder wie diejenigen Grégoires bekommen. Andeutungen an eine mehr oder weniger hohlcylindrische Struktur findet man auch in Schnitten von gewöhnlicher Dicke. Grégoire bemerkt, daß zwischen diesen Befunden und seiner Auffassung von dem Spiremfaden wie «une bande alvéolo-réticulaire» kein Antagonismus herrscht. Nach meiner Erfahrung ist die Struktur des Querschnittes häufig wechselnd, obwohl er bisweilen wie ausgehöhlt erscheint. Grégoire findet ebenfalls «beaucoup de sections transversales de contour trigonal ou montrant seulement deux protubérances; on en trouve aussi qui présentent plus de quatre protubérances». Betrachtet man die Spiremfäden von der Seite, so wird man auch von der wechselnden Struktur derselben überzeugt. Wie wir schon an der obigen Beschreibung unsrer Befunde erwähnten, ist es schwierig, sich eine zutreffende Vorstellung von dem Aufbau der Chromosomenbänder zu verschaffen. In verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten wird auch ihre feinere Struktur in verschiedener Weise alteriert. Grégoire hat Hermann benutzt und demnach findet er vorwiegend Schwammstruktur (vgl. § 2). In der Flemmingschen Flüssigkeit, die besser konserviert, erscheint die Struktur der Spiremfäden feiner und zierlicher und hat vor allem einen mehr wechselnden Charakter als in Hermann. Man sieht Alveolen, Fäden und Körner (vgl. Fig. 29—31). Jedenfalls muß Miss Merrimans Auffassung als unrichtig oder wenigstens einseitig betrachtet werden.

Scharf soll es auch betont werden, daß, auch wenn stellenweise eine schwammartige und hohlcylindrische Struktur beobachtet wird, das

junge und alte Spirem doch auf weiten Strecken aus Doppelfäden besteht (Fig. 29—31, Taf. XVIII). Der geschlossene Querschnitt jüngerer Spiremfäden hängt — sofern er nicht artifiziell erzeugt wurde — mit ihrer Entstehungsweise zusammen. Das Caroytin ist ja anfangs fein und gleichmäßig verteilt und wird dann an eine Anzahl Stellen lokalisiert. Auch wenn von Anfang an einer dualistischen Anordnung des Caryotins nachgestrebt wird, muß aber wegen der ursprünglich allseitigen Verbreitung des Caryotins diese Anordnung zeitweise verdeckt werden. In dem älteren Spirem, wo das Caryotin größere einheitliche Massen (die Spiremfadenhälften) bildet, können Vacuolen vielleicht bei der Fixierung erzeugt werden.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß man die feinere Struktur des Spirems nicht einseitig auffassen darf, weil einerseits keine Fixierung dasselbe naturgetreu erhält und sie anderseits in der Wirklichkeit etwas wechselnd ist.

Nach unsern eignen Untersuchungen beginnt die Längsspaltung sehr früh, ja wir konnten sie sogar rückwärts bis an die Interphase verfolgen. Von den oben genannten Forschern hat nur Grégoire eine sehr frühzeitige Längsspaltung beobachtet. In Hermann-Material tritt aber die Spalte nicht in so frühen Stadien hervor wie in Flemming-Material. Grégoire bildet sie auch nur in etwas vorgeschrittenen Stadien ab (Grégoire, 1906, Fig. 10—13, 14, Taf. I). Seine Auffassung von dem Auftreten derselben ersieht man aus den folgenden Zitaten (Grégoire, 1906, S. 343): «Le moment précis où se produit la division longitudinale varie d'une plante à l'autre et probablement d'un noyau à l'autre dans une même plante». Auf S. 345 seiner erwähnten Abhandlung hebt er hervor, daß die Längsspaltung in den «bandes alvéolaires elles-mêmes» stattfindet (d. h. nicht in den fertigen Chromosomen): «ces bandes ne doivent pas, comme ailleurs, se concentrer d'abord en un ruban indivis, pour se cliver seulement plus tard, mais elles se transforment de suite, du moins dans certaines portions, en deux filaments, en complétant la fente déjà réalisée en partie par leur alvéoles». Ferner: «La division longitudinale consiste simplement dans la formation de deux filaments aux dépens d'une bande du réseau.» Grégoire glaubt aber, daß die Längsspaltung in gewissen Fällen auch sehr spät eintreten kann. In seiner Fig. 19 sieht man «des chromosomes homogènes où ne se manifeste pas encore le début de la scission longitudinale».

Nach meiner Ansicht beruht diese letztere Auffassung Grégoires darauf, daß er das Engwerden der Spalte im älteren Spirem und die dadurch entstandenen Schwierigkeiten bei der Färbung übersehen hat.

In der Tat habe ich die ganz bestimmte Auffassung bekommen, daß die Längsspaltung immer sehr früh beginnt, oder vielleicht richtiger, daß man nicht von einer Längsspaltung reden soll, vielmehr von einer Anlage von parallelen Doppelfäden. In prinzipieller Hinsicht kann dieses wichtig sein, obwohl vielleicht die Mechanik bei der Zweiteilung eines Spiremfadens sich nicht grundwesentlich von der Mechanik bei der Anlage zweier paralleler Fäden unterscheidet.

Fräulein BONNEVIE, die ebenfalls die prophasische Längsspaltung beobachtet hat (vgl. a. a. O., 1908, Fig. 67, 68) nimmt an, daß die Chromosomenhälften nachher eine wirkliche Verschmelzung erfahren und will in dieser Weise auch die erwähnten Figuren GRÉGOIRES erklären. Nach dem vorhin Gesagten ist diese Verschmelzung nur scheinbar; bei guter Fixierung und sorgfältiger Färbung (besonders in alten Präparaten) tritt auch in den späteren Spiremstadien die Längsspaltung immer hervor.

Aus der einschlägigen Literatur über *Allium* ist noch hervorzuheben, daß das getrennte Entstehen der Spiremfäden, bzw. Chromosomen richtig von GRÉGOIRE beobachtet wurde. Dagegen hatten SCHAFFNER, NĚMEC und Miss MERRIMAN irrtümlicherweise ein ununterbrochenes Spirem beschrieben.

Abschnitt II. Vicia faba.

§ 4. Allgemeines. Variationen im Detailverlauf der Chromosomenbildung. Längsspaltung.

Da die Ruhekerne und Interphasen bei *Vicia* eine sehr wechselnde Konfiguration des Caryotingerüstes aufweisen, können voraussichtlich die ersten Stadien der Prophase nicht immer in ganz derselben Weise verlaufen. Tatsächlich findet man auch hier verschiedene Typen, die sich auf verschiedene Ruhekerntypen zurückführen lassen. Aber hier wie bei *Allium cepa* — wo jedoch die Variationen in betreffender Hinsicht bedeutend kleiner waren — haben die verschiedenen Typen mutmaßlich keine prinzipielle Bedeutung. Die bei der Chromosomenbildung maßgebenden Kräfte sind überall dieselben, die ursprüngliche Raumverteilung des Caryotins aber muß auf die ersten Stadien ein besonderes Gepräge aufdrücken, das jedoch später mehr und mehr verschwindet.

Unter den Kernen in Interphase können wir drei Haupttypen unterscheiden: 1. Kerne, die deutliche Caryosomen in einer Anzahl zwischen 8—19 (im Mittel etwa 12) enthalten (besonders im Periblem, vgl. Fig. 13, Taf. XVII); 2. Kerne, die zahlreiche, in dem Kernraum gleichmäßig verteilte Klumpen mittlerer Größe enthalten (Region der maximalen

Teilungsgeschwindigkeit, vgl. Fig. 10, Taf. XVII); 3. Kerne, die keine besonders hervortretenden Klumpen enthalten, wo das Kerngerüst eine fädige, grob netzartige oder unregelmäßige Struktur besitzt, und wo man nicht selten parallele Fäden oder Doppelbildungen sieht (in der Teilungsregion, jedoch nicht so allgemein, vgl. Fig. 23, Taf. XVIII).

Nach den Darstellungen in Kap. I, § 6 ist es wohl überflüssig, hier hervorzuheben, daß zwischen diesen Haupttypen zahlreiche vermittelnde Glieder vorkommen (vgl. z. B. die in Fig. 6, 9, 11, Taf. XVII [die Strukturen in diesen Kernen sind aber möglicherweise ganz oder teilweise artifiziell, vgl. S. 239] Fig. 21, 23, Taf. XVIII, abgebildeten Kerne), und daß wir diese Einteilung nur zwecks der Erleichterung der folgenden Beschreibung gemacht haben. Wir wollen nunmehr das Verhalten dieser Kerntypen in den Stadien der Chromosomenbildung untersuchen.

Wir beginnen mit den kürzesten Interphasen und richten in Übereinstimmung damit unsre Aufmerksamkeit zuerst auf das Schicksal der Kerne vom Haupttypus 3.

Das Eigentümliche mit diesen Kernen, die, wie schon gesagt, nicht häufig angetroffen werden, ist, daß man nicht ohne weiteres sagen kann, ob sie sich in später Telophase oder in früher Prophase befinden, aber dies ist eben eine Folge ihrer Eigenschaft, kurz dauernde Interphasen zu sein. Wir haben anzunehmen, daß die z. B. in Fig. 23, Taf. XVIII, sichtbaren Doppelbildungen (Doppelfadenschlingen) Überbleibsel der teilweise aufgelösten und feinverteilten Telophasechromosomen sind, die noch die charakteristische Struktur und Lage derselben besitzen. Allem Anschein nach werden in einem solchen Zustand nur einige Chromosomen — und dies vielleicht nur in Ausnahmefällen — erhalten, während die übrigen infolge der in der Telophase herrschenden auflösenden und zerteilenden Kräfte bei der Bildung eines Kerngerüstes völlig verbraucht werden. Fig. 23, Taf. XVIII, ist in dieser Hinsicht sehr instruktiv. Man sieht nämlich im Kern außer den zwei wohl erhaltenen Chromosomenschlingen noch einige unbedeutende Reste der übrigen, die als Elemente in die Gerüststruktur eingetreten sind. Die erhaltenen Chromosomenüberbleibsel sind deutlich dualistisch gebaut, was auf einen entsprechenden Bau der Chromosomen, aus denen sie entstanden sind, hindeutet. Wir werden tatsächlich im folgenden (Kap. III) sehen, daß bei *Vicia*, ebenso wie bei *Allium*, eine Längsspaltung der Tochterchromosomen erfolgt. Die Struktur des besprochenen Kernes lehrt uns aber auch, daß die Längsspaltung der Prophasechromosomen schon in der Interphase beginnt oder jedenfalls beginnen kann, und nach dem oben Gesagten leuchtet ein, daß — in diesem Falle — vieles für eine Identität der Telophase-

spalte mit der Prophasespalte spricht. Ähnliche Doppelbildungen — also wahrscheinliche Reste von Telophasechromosomen — die direkt in die Bildung der Prophasechromosomen aufgehen, sehen wir in dem in Fig. 16, Taf. XVII, abgebildeten Kern, und wie aus den Erörterungen über die ähnlichen Fälle in Kap. I, § 6, hervorgeht, gibt es keinen Anlaß, diese Doppelfäden für Artefakte zu halten. Dagegen kann natürlich nicht gesagt werden, ob sie im Leben deutlicher und in größerer Ausstreckung vorkommen; nach den Erfahrungen bei *Allium cepa* ist dies aber nicht unwahrscheinlich.

Die erwähnten Doppelfäden werden bei fortschreitender Prophase immer stärker entwickelt, wie man es aus den Fig. 35, 36, Taf. XVIII, Fig. 43, Taf. XIX, ersehen kann, und da die hier abgebildeten Kerne sicher in Prophase sich befinden, fällt die Behauptung, die man vielleicht aufstellen könnte, daß Kerne wie in Fig. 23, Taf. XVIII, entstellte Telophase- oder Prophasekerne wären, zu Boden. Es gelingt in keiner Weise, das Vorhandensein von Doppelfäden sowohl in später Telophase wie in früher Prophase zu leugnen, und da keine schwerwiegenden Argumente für die Naturwidrigkeit der letzterwähnten Stadien sprechen, scheint mir die Annahme unabweisbar, daß sie eben verbindende Glieder darstellen, womit also ein genetischer Zusammenhang zwischen Telophasespalte und Prophasespalte der Chromosomen erwiesen ist. Und für die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme sprechen noch mehrere unten zu erwähnende Gründe.

In Stadien wie Fig. 23 sind — wie oben mitgeteilt — nicht alle Chromosomen rudimentär erhalten, die meisten sind soweit aufgelöst und ihr Caryotin so gleichmäßig im Kernraum verteilt, daß sie, wenigstens morphologisch, nicht zu unterscheiden sind. Während die erstgenannten Chromosomen in der Prophase nur anzuwachsen brauchen, um Spiremschlingen zu werden, müssen die übrigen von Anfang an aus dem Gerüstwerk her ausdifferenziert werden. Wie diese Vorgänge sich abspielen, kann man den oben genannten Figuren, sowie den Fig. 34, 38, Taf. XVIII, entnehmen. Das Gerüstwerk selbst wird Material für die Chromosomen, indem sich die dasselbe aufbauenden Caryotinfäden oder -tröpfchen in bestimmter Weise aneinanderlegen und verschmelzen, oder die verbindenden Fäden in gewissen Richtungen eingezogen werden. Und soweit man aus den diese subtilen Strukturen sicher immer mangelhaft wiedergebenden fixierten Präparaten beurteilen kann, scheinen bei der Anlage der Chromosomen schon von Anfang an dualistische Verhältnisse zu herrschen, indem man sogleich eine Doppelstruktur der sich herausdifferenzierenden Spiremschlingen beobachtet, die sich in den ersten

Anfängen durch eine Paarigkeit der Fädchen oder Klümpchen des Gerüstwerkes kundgibt (Fig. 23, 34—36, Taf. XVIII).

Die Doppelstruktur der Spiremschlingen wird in etwas späteren Stadien sehr deutlich, wie man aus den Fig. 35, 38, Taf. XVIII, Fig. 43, Taf. XIX, ersieht. Häufig sind so wenige verbindende Fäden zwischen den Hälften vorhanden, daß die Schlingen wie gepaarte Fäden aussehen (besonders Fig. 36, Taf. XVIII). Und diese Strukturen werden sowohl nach Behandlung mit Flemming, wie mit Hermann und Merkel sichtbar, was vorzüglich für ihre Präformation spricht. Der in Fig. 35 abgebildete Kern wurde mit Hermann fixiert und in Eisenhämatoxylin gefärbt. Man vergleiche ihn mit dem ebenfalls in derselben Weise behandelten Kern Fig. 16, Taf. XVII.

Fig. 36, Taf. XVIII, ist nach einem in Merkel fixierten und in Safranin-Gentianaviolett Orange gefärbten Präparat gezeichnet, während sich die Fig. 38, Taf. XVIII, Fig. 43, Taf. XIX, auf ein in Eisenhämatoxylin gefärbtes Flemming-Präparat beziehen. —

Die Ruhekerne des ersten Haupttypus (vgl. oben) enthalten mehr oder weniger typische Caryosomen, und diese sind bisweilen längsgespalten (Fig. 5, 13, Taf. XVII, Textfig. 7). Längsgespaltene Caryosomen findet man zwar auch in völlig typischen Ruhekernen (vgl. Fig. 14 *a*, Taf. XVII, Textfig. 3 *c*), es scheint mir aber, als kämen sie häufiger in den erwähnten Interphasen vor. Dies kann darauf beruhen, daß die Längsspaltung der Caryosomen in Beziehung zu der telophasischen Längsspaltung der Chromosomen steht, ohne jedoch notwendig von ihr bedingt zu sein, und sicher ist, daß die Caryosomen beim Eintritt in die Prophase sehr weitgehend gespalten sind. Jedenfalls deutet also die erwähnte Erscheinung darauf hin, daß auch in Kernen, die eine etwas längere Interphase durchmachen, der dualistische Aufbau der Chromosomen schon von Anfang an hervortritt.

Die Interphasen vom letzterwähnten Typus bekommen in der frühen Prophase ein von dem vorher beschriebenen dritten Typus etwas verschiedenes Aussehen, indem das Caryotin vorwiegend in Caryosomen gesammelt ist.

Die Caryosomen beginnen sich zu verlängern, sie werden, statt Klumpen zu sein, in Fäden verwandelt. In Fig. 21, 37, 38, Taf. XVIII, Fig. 43, Taf. XIX, beobachten wir diese Verwandlung der Caryosomen in Doppelfadenschlingen, wobei sich der Vorgang, je nach dem vorherigen morphologischen Charakter des Kernes in variierender Weise abspielt. In einigen Fällen, wo die Caryosomen offenbar sehr groß waren, scheinen sie sich einfach umzugestalten (Fig. 38, Taf. XVIII), indem sie statt

rundlich länglich werden, in andern Fällen stehen sie mit meistens ebenfalls doppelten Fäden in Verbindung, die wohl dem Gerüstwerk des Ruhekerns entstammen (Fig. 21, 34, Taf. XVIII, Fig. 43, Taf. XIX). Wie in den Ruhestadien und Interphasen finden sich also alle Übergänge zwischen Kernen mit wohl ausgebildeten Caryosomen und solchen mit nur Gerüst und Fäden. Und in denjenigen Fällen, wo die Caryosomen mit Doppelfäden verbunden sind, haben sich diese wohl in derselben Weise, wie für Typus 3 geschildert wurde, herausdifferenziert.

Die Caryosomen scheinen bei der Chromosomenbildung keine andre Rolle als die präformierten Doppelfäden in Fig. 23, Taf. XVIII, zu spielen, d. h. der Aufbau der neuen Chromosomen beginnt an ihnen, ohne daß man sie jedoch für eine Art »Caryotincentren« halten kann, denn die Chromosomenbildung würde auch ohne ihre Anwesenheit ebenso glatt vor sich gehen. Dagegen liegt nichts Überraschendes darin, daß, wenn nun einmal präformierte Caryotinanhäufungen vorfindlich sind, die Chromosomenbildung eben an ihnen beginnt, da in ihnen jedoch ein Lokalisationsbestreben des Caryotins zum Ausdruck kommt.

Daß den Caryosomen bei der Chromosomenbildung keine prinzipielle Bedeutung zukommt, wird auch dadurch erwiesen, daß sie nicht von derselben Zahl wie die Chromosomen sind und daß man dessenungeachtet bei der Spirembildung keinen Unterschied zwischen ihnen finden kann. Es ist daher ausgeschlossen, daß nur ein Caryosom in die Bildung eines Chromosoms aufginge. Ich habe im Gegenteil Fälle beobachtet, in denen alle Caryosomen, auch wenn sie überzählig waren, in derselben Weise längsgespalten und bei der Anlage der Spiremschlingen tätig zu sein schienen. Indes ist das nähere Studium dieser Vorgänge in ganzen Kernen, die Zählungen zulassen würden, fast unmöglich. Ich habe in einigen Fällen die Zahl der dickeren Teile der Spiremfäden in früher Prophase zu zählen versucht und bin dabei etwa zu denselben Zahlen wie für die Caryosomen der Ruhekerne gekommen. Eine Konstanz läßt sich also nicht feststellen. Voraussichtlich sind hier Kräfte im Spiel, die auf die Entstehung einer bestimmten oder innerhalb enger Grenzen schwankenden Anzahl von Spiremfäden hinarbeiten; wie bei *Allium cepa* ist es aber auch bei *Vicia faba* unmöglich zu entscheiden, ob diese Konstanz schon von Anfang an eingehalten wird.

Die allgemeine Tatsache, daß die Caryosomen — wenn solche vorhanden sind — wie Bausteine des Spirems funktionieren, wird durch das oben Angeführte in keiner Weise beeinträchtigt, und wie die Abbildungen lehren, lassen sich die dabei sich abspielenden Gestaltsveränderungen der Caryosomen ebenso lückenlos verfolgen wie die Herausdifferenzierung

der Doppelfäden aus dem Gerüstwerk. Und wie glatt und unfehlbar die Vorgänge verlaufen, die zu der Chromosomenbildung führen, wird am besten dadurch bewiesen, daß bei der verschiedenartigsten Prälokalisation und Präkonfiguration des Caryotins das Endresultat dasselbe wird, so daß die ersten Bausteine der Chromosomen sowohl Caryosomen wie Fäden und Körnchen des Gerüstwerks sein können. Besonders instruktiv sind diejenigen Kerne, in welchen die Chromosomenbildung sowohl aus dem Gerüstwerk wie aus Caryosomen stattfindet (Fig. 38, Taf. XVIII, Fig. 43, Taf. XIX). Sehr schön war der in Fig. 34, Taf. XVIII, abgebildete Kern. Wir haben in dieser Figur ein etwas fortgeschritteneres Stadium vor Augen, und wir sehen, wie die doppelt gebauten Caryosomen mit gepaarten Fäden zusammenhängen. Sehr instruktiv ist auch der Kernschnitt in Fig. 36, der einem Merkel-Präparat entnommen ist.

Wahrscheinlich werden wohl nicht alle Chromosomen gleich schnell ausgebildet, wenigstens dürften ihre Anfangsstadien etwas verschieden rasch verlaufen. Man sieht auch Klumpen, die nicht gespalten sind (Fig. 42, 43, Taf. XIX) oder mehr oder weniger isoliert liegen, ich kann aber nicht sagen, in welchem Grade artifizielle Erscheinungen hier mit im Spiele sind. Wie bei *Allium* können die jungen Spiremschlingen bei *Vicia* ein ziemlich unregelmäßiges Aussehen aufweisen (Fig. 44, Taf. XIX), bemerkenswert ist es aber, daß die Längsspaltung, oder richtiger ausgedrückt, der dualistische Aufbau der Schlingen bei *Vicia* in den Anfangsstadien so besonders deutlich ausgebildet wird, während dies nicht immer bei *Allium* der Fall ist. Ich glaube nicht, daß dies mit Fixierungsverhältnissen zusammenhängt, denn *Allium* ist ein durchgehend leichter zu fixierendes Objekt als *Vicia faba*. In den späteren Stadien ist aber die Längsspalte in den fixierten Spiremschlingen bei der letzteren Pflanze ebenso wie bei *Allium* häufig sehr eng oder völlig verwischt.

§ 5. Fortsetzung. Wirkung der Fixierungsmittel.

Vicia faba ist im Leben kein so günstiges Untersuchungsobjekt wie *Allium cepa* (vgl. Lundegårdh, 1912c). Zwar lassen sich die Hauptzüge der Prophase verfolgen, Einzelheiten, wie die Längsspaltung, können aber nicht analysiert werden. Betreffs der Beziehungen zwischen den fixierten Strukturen und den lebenden gilt hierüber im allgemeinen dasselbe, was wir über den analogen Gegenstand in Kap. I, § 7 auseinandersetzten, so daß ich es für überflüssig halte, nochmals näher hierauf einzugehen.

Daß die jungen Spiremfäden präformiert sind, ist sicher, ebenso kann man im Leben das gleichzeitige Vorkommen von Caryosomen und Fäden

und das allmähliche Verschwinden der ersteren bei weiterer Ausbildung der letzteren feststellen (s. Lundegårdh, 1910a, 1912c). Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, daß im einzelnen Deformationen und artifizielle Strukturen vielfach bei der Fixierung erzeugt werden, auch in den besten Flüssigkeiten, denn so regelmäßig und zierlich wie im Leben erscheinen niemals die Prophasestadien in den fixierten und gefärbten Präparaten. Auch die Längsspaltung müssen wir wohl sicher als präformiert betrachten, obwohl nichts von ihr im Leben zu sehen ist. Letzteres erklärt sich leicht daraus, daß die Prophasen bei *Vicia* viel matter als bei *Allium* erscheinen, woher ein näheres Eindringen in die feinere Struktur unmöglich oder jedenfalls außerordentliche Mühe erfordern wird. Da wir aber die Längsspaltungen in allen Stadien sehr gut in Flemming-, Hermann-, Merkel- und Zenker-Präparaten erblicken, kann ich nicht umhin, ihre Realität für erwiesen anzusehen. In Anbetracht der bisweilen recht beträchtlichen Fadenspalten könnte man die Vermutung hegen, daß die Doppelfadenschlingen durch artifizielles Nebeneinanderlegen im Leben selbständiger Bildungen entstünden, eine solche Vermutung betrachte ich aber als vollkommen unhaltbar. Die Regelmäßigkeit der Erscheinung und das approximative Übereinstimmen der Zahl der jungen Schlingen mit der der Chromosomen, sowie die ganze Genese der letzteren sprechen für die Präformation der beobachteten Doppelbildungen. Aus ähnlichen Gründen kann ich ebenfalls unmöglich glauben, daß die längsgespaltenen Caryosomen durch partielle, artifizielle Verschmelzung im Leben freier Klumpen entstanden wären. In den Fällen, wo solche Verschmelzungen erwiesenermaßen eintreten (z. B. nach Fixierung mit Kaiser), sieht diese Erscheinung ganz anders aus und kann niemals mit der Längsspaltung länglicher Caryosomen verwechselt werden. Dagegen halte ich es keineswegs für ausgeschlossen, daß eine reale Längsspaltung bei der Fixierung verwischt werden könnte, und ein Vergleich der in Flemming oder Merkel fixierten Präparate mit solchen, die aus Kaiser- oder Carnoy-Material hergestellt wurden, spricht entschieden für eine solche Behauptung.

Da nach dem, was wir in Kap. I, § 5, 6 mitgeteilt haben, die verschiedenen Kerntypen vorwiegend in gewissen Bezirken der wachsenden Wurzelspitze lokalisiert sind, muß dies auch in entsprechendem Grade mit den verschiedenen Typen der frühen Prophase der Fall sein. Dies gilt aber nur für die frühesten Stadien, denn später wird der Charakter des Spirems mehr uniform. Da die häufigsten Interphasen mehr oder weniger deutliche Caryosomen führen, sieht man in den meisten frühen Prophasen sowohl gespaltene Caryosomen, wie Doppelfadenschlingen; seltener begegnet man Kernen, die ohne ausgesprochene Caryosomen,

wie Fig. 23, Taf. XVIII, oder spärlich mit Fäden versehen sind, wie Fig. 42, Taf. XIX.

Wie die Kerne des zweiten Haupttypus (Fig. 10, Taf. XVII) sich in der Prophase verhalten, kann nicht genau ermittelt werden. Es scheint, als ob in ihnen, ähnlich wie in den analogen Kernen, Fig. 23, Taf. XVIII, die Chromosomen durch Aneinanderreihung der Körnchen und Fäden entstünden. Die Kerne vom erwähnten Typus sind immer sehr dicht gebaut, so daß sich ein genauerer Einblick in ihre Struktur nur schwer gewinnen läßt. Übrigens gilt ja überall die Regel, daß die feinsten Strukturen durch das Fixierungsmittel zerstört oder entstellt werden. Nur unter besonders günstigen Umständen dürfte man die jüngsten Stadien so gut fixiert wie in Fig. 23 bekommen.

Bei Fixierung mit Hermann nehmen die Interphasen — wie in Kap. I, § 7 erwähnt wurde — sehr häufig ein Aussehen wie Fig. 15, Taf. XVII, an. Auch betreffend die Beziehungen der Struktur dieser Kerne zu den jungen Prophasen läßt sich nichts Genaues ermitteln, weil man nicht weiß, wie weit deformiert sie ist. Es läßt sich denken, daß die Fäden in Fig. 15 sich aneinanderlegen und in dieser Weise die paarigen Bildungen in der Prophase bilden, vorausgesetzt, daß die erwähnte Struktur wirklich präformiert sei, was nicht leicht zu entscheiden ist. Da aber in Flemming die häufigsten Interphasen keine Ähnlichkeit mit Fig. 15 besitzen, stehen wir ziemlich hilflos vor der Deutung dieser Fälle (vgl. aber den Erklärungsversuch S. 236).

Ebenso schwierig ist es, den Zusammenhang solcher Typen wie Fig. 6, Taf. XVII, die im jungen Plerom in Flemming-Präparaten zu sehen sind, mit den Spiremstadien zu ermitteln. Wie wir in Kap. I, § 7 auseinandersetzten, ist es aber nicht unwahrscheinlich, daß die eigentümliche Struktur in diesen Kernen größtenteils artifiziell ist. Hierfür spricht auch der Umstand, daß man nicht selten in den Prophasekernen im Plerom Strukturen findet, die an die unregelmäßigen Brocken und vacuoligen Scheiben in Fig. 6 erinnern. Besonders in dem Kern Fig. 40, Taf. XVIII, der in einer langen, schmalen Pleromzelle liegt, sieht man dergleichen Bildungen, die dem Kerngerüst ein sehr verworrenes Aussehen geben. Allem Anschein nach sind die vacuoligen, durch Fäden ausgespannten Scheiben in diesem Kern Kunstprodukte. Sie stimmen nicht nur völlig mit den in Textfig. 8 abgebildeten und S. 239 besprochenen Bildungen überein, sondern in den Kernen des Periblems und andrer Zellen sieht man keine solchen Bildungen, auch sind sie nicht im Leben wiederzufinden. Auch in Fig. 43, Taf. XIX, die eine Pleromzelle vorstellt, sieht man einige dergleichen Bildungen, die nach dem Gesagten

auf eine mehr oder weniger weitgehende Alteration des Kerninhaltes hindeuten. Daß aber auch im Plerom besser fixierte Kerne angetroffen werden, zeigt aus demselben Präparat Fig. 34, Taf. XVIII. Hier liegt ein Beispiel der ungleichmäßigen Einwirkung des Fixierungsmittels (hier Flemmingsche Flüssigkeit) vor und mahnt sehr zur Vorsicht bei Beurteilung einzelner Stadien nach einseitiger Behandlungsweise des Materials. Die erwähnten Pleromkerne dürften im Leben ein zierliches Gerüst mit neuangelegten Spiremschlingen enthalten haben. Ebenso dürfte der in Fig. 6, Taf. XVII abgebildete Kern, der ursprünglich wohl ein Anfangsstadium der letzterwähnten Prophasen darstellte, sehr zierlich gebaut gewesen sein, vielleicht wie in Fig. 23, Taf. XVIII, oder wie in Fig. 10.

An den Initialen des Pleroms lagen die Zellen in Fig. 37, Taf. XVIII, und Fig. 42, Taf. XIX. Die Kerne in diesen Zellen enthalten außer verlängerten Caryosomen in verschiedenen Stadien (42 ist älter wie 37) ein eigentümliches Gerüst, das aus stark gefärbten und ziemlich massigen Elementen besteht. Solche Kerne trifft man nicht häufig an, man findet auch nicht das erwähnte Gerüst bei andern Fixierungen wieder, was in mir Zweifel über seine Präformation erweckt hat.

In Hermann-Präparaten erscheinen die Stadien der frühen Prophase im allgemeinen grob und plump, was mit der starken Farbeabsorption der fädigen Strukturen nach Fixierung mit dieser Flüssigkeit zusammenhängt (vgl. S. 236). Sonst werden viele Stadien gut erhalten, so daß man sie mit entsprechenden Stadien nach Flemming-Fixierung identifizieren kann. Ich verweise auf Fig. 46, Taf. XIX. Wie man aus dieser Figur bei einem Vergleich mit dem entsprechenden Stadium Fig. 44 (aus einem Flemming-Präparat) ersieht, wird die Längsspalte in den Spiremschlingen nicht selten verschleiert und die Strukturen bekommen überhaupt einen schwammartigen Charakter. Natürlich wird diese dichte Struktur teilweise durch die starke Färbbarkeit verursacht, indem alle feinen Anastomosen zwischen den Schlingen und zwischen den Spalthälften derselben leicht andre Strukturen verdecken können. Auch nach Hermann-Fixierung findet man im Urmeristem sowohl Doppelfäden ohne Klumpen (vgl. Fig. 16, Taf. XVII) wie Doppelfäden mit solchen, die aus den Caryosomen entstanden sind. Bisweilen sieht man große, längliche Doppelbildungen, die sich unmittelbar aus denjenigen in Fig. 17, Taf. XVII, herleiten (vgl. die entsprechenden Fig. 38, Taf. XVIII, Fig. 42, Taf. XIX, nach Flemming-Material). Häufiger als im Flemming-Material findet man in Hermann-Präparaten jene oben besprochenen, höchst wahrscheinlich artifiziell entstandenen vacuoligen Platten (vgl. Fig. 17, Taf. XVII, Fig. 45, Taf. XIX).

In HERMANN-Präparaten sieht das Spirem häufig wie Fig. 41 aus. Die Schlingen sind auffallend dicht und verworren und nur stellenweise ist eine Spur der Längsspalte zu beobachten. Diese recht schlechte Erhaltung des jungen Spirems hängt mit der vorher erwähnten Einwirkung der HERMANNschen Flüssigkeit auf die feineren Strukturen zusammen. Auch bei *Allium cepa* wurden wir mit der Tendenz derselben Flüssigkeit, schwammartige Gerüstbildungen hervorzubringen, bekannt, und wir zeigten, daß der Widerspruch zwischen unsren Angaben und denjenigen GRÉGOIRES zum großen Teil seinen Grund in den erwähnten Verhältnissen hat.

In MERKEL werden die Prophasen im großen ganzen gut fixiert. Ich erinnere an Fig. 36, Taf. XVIII, die sehr schön die Ausdifferenzierung der Doppelschlingen aus dem Gerüstwerk illustriert. Auch in MERKEL-Präparaten findet man aber häufig die erwähnten vacuoligen Platten. Die Längsspaltung tritt jedoch hier durchschnittlich besser als in HERMANN-Präparaten hervor.

In Sublimatessig (KAISER) werden die jungen Prophasen schlecht fixiert, was mit Verhältnissen zusammenhängt, die wir schon mehrmals berührt haben. Die feinen Strukturen treten in den Präparaten nicht deutlich hervor, weshalb die jüngsten Prophasestadien leicht mit Ruhestadien verwechselt werden können (vgl. S. 227). Ähnlich verhalten sich die Kernstrukturen nach Behandlung mit ZENKER und TELLYESNICZKY.

Während des Fortschreitens der Prophase verschwinden die Anastomosen mehr und mehr, was sich besonders deutlich in HERMANN-Präparaten verfolgen läßt, wo alle feinen Fäden (in Eisenhämatoxylin) schwarz werden. Zugleich werden die Spiremschlingen dichter gebaut, die Überbleibsel der während der früheren Stadien eventuell vorhandenen Caryosomen verschwinden, und das Caryotin wird gleichmäßig über die Schlingen verteilt. Während der späteren Spiremstadien wird hier wie bei *Allium* die Spalte manchmal enger, so daß sie in den fixierten Präparaten auf Grund der Fixierungs- und Färbungsverhältnisse unter Umständen gar nicht zu sehen ist.

§ 6. Literaturangaben.

Betreffs der Genese der Chromosomen bei *Vicia* hat LAWDOWSKI (1894) beschrieben, wie »Chromatinkörner« oder »Cariosomen« zu einem Spirem zusammenträten. Ähnliche Beschreibungen geben HOTTES (1901) und KARPOFF (1904). HOTTES behauptet eine Zusammensetzung der Chromosomen aus »Chromomeren«. Dieses wie die Angaben über die Entstehung der Chromosomen durch Zusammentreten von »Chromatinkörnern« ist ganz unrichtig, was ich nach der vorhergehenden aus-

führlichen Beschreibung der betreffenden Vorgänge und Stadien hier nicht besonders darzulegen brauche. Wir haben in dem Vorhergehenden Fälle gefunden, wo durch schlechte Fixierung (z. B. KAISER oder CARNOY) das Spirem in Körner zerfallen ist, auch können bei intensiver Differenzierung »Chromomeren« bei nicht besonders guter Fixierung vorgetäuscht werden. Aus dem Gesagten und aus der Tatsache, daß die Längsspaltung schon sehr frühzeitig angelegt wird, erhellt, daß HOTRES völlig Unrecht hat, da er behauptet, daß »die Spaltung der Chromosomen in eine Spaltung der Chromomeren beginnt«.

Abschnitt III. Cucurbita pepo. Ranunculus.

Die Prophasekerne bei *Cucurbita* sehen wie Fig. 49, Taf. XIX, aus. In Fig. 50 ist ein typisches Spiremstadium mit etwa 24 Chromosomen abgebildet. Diese Chromosomen sind unmittelbar aus den länglichen »Spiremfäden« in Fig. 49 hervorgegangen und diese sind wiederum aus den Caryosomen des Ruhezustandes oder der Interphase, Fig. 25, 26, Taf. XVIII, entstanden. Es ist jedoch zu bemerken, daß nicht alle Caryosomen zu je einem Chromosom werden. Denn die Zahl der Klumpen in Fig. 25, 26 (vgl. auch Textfig. 9) ist größer als die der Fäden in Fig. 50. Man muß daher annehmen, daß bei der Chromosomenbildung einige Caryosomen verschmelzen oder miteinander verbunden werden, ähnlich wie es bei *Vicia* häufig der Fall ist (S. 257).

Sonst brauchen sich die Caryosomen bei *Cucurbita* nur zu verlängern, um Spiremfäden zu werden. Ein eigentliches Spirem wird jedoch kaum gebildet, dazu sind die Fäden zu kurz, sondern sie liegen zerstreut an der Kernwandung, was dem Stadium eine gewisse Ähnlichkeit mit der Diakinese gibt.

Bemerkenswert ist, daß wegen der unbedeutenden Masse der Chromosomen bei *Cucurbita* in der Prophase nur eine sehr geringe, bzw. keine Zunahme der Caryotinmenge stattfinden dürfte. *Cucurbita* steht hier im scharfen Gegensatz zu *Allium* und *Vicia*. Schon ZACHARIAS (1895, S. 261) hat auf die Ähnlichkeit der Chromosomen und Caryosomen bei *Cucurbita* aufmerksam gemacht: »Ob bei *Cucurbita*, wie das für andre Objekte festgestellt worden ist, vor der Teilung eine absolute und prozentische Zunahme des Nucleingehalts eintritt oder nicht, konnte nicht klargelegt werden.«

Sehr wichtig ist aber der Umstand, daß, obwohl schon in den vorgebildeten Caryosomen der Interphase hinreichend viel Caryotin vorliegt, dasselbe jedoch alle für die Prophase charakteristischen Gestaltsver-

änderungen durchmacht. Die Caryosomen und Chromosomen sind also hier nicht identisch, obschon sie gleichgestaltet erscheinen. Zwischen diesen beiden Zustandsformen des Caryotins liegt das Spiremstadium mit ausgezogenen, stäbchenartigen Klumpen (Fig. 49, 50, Taf. XIX).

Bei den Ranunculaceen verläuft die Kernteilung etwa in derselben Weise wie bei *Allium*. Fig. 27, Taf. XVIII, zeigt einen Ruhekern aus dem Archespor von *Ranunculus sceleratus* (Flemming-Fixierung). In Fig. 47, Taf. XIX, ist ein Spiremstadium abgebildet. Die Chromosomenschlingen sind zum Teil so erheblich gespalten, daß sie wie Doppelfäden aussehen.

Kap. III. Die Auflösungs- und Auflockerungsvorgänge der Chromosomen in der Telophase.

Abschnitt I. Allium cepa.

§ 1. Seitliche Verbindungen und innere Vacuolisierung der Tochterchromosomen.

Die Veränderungen an den Chromosomen, die für die Telophase charakteristisch sind, beginnen zum Teil schon so früh wie in der Anaphase. Man bemerkt nämlich in diesen Stadien häufig eine Längslichtung in den Tochterchromosomen. Im Leben ist deutlich zu beobachten (Lundegårdh, 1912c, S. 254 und Fig. 9, Taf. II), daß es sich um eine centrale Substanzveränderung handelt: Es wird ein enger, etwas unregelmäßiger Kanal oder eine Vacuolenreihe angelegt. An Querschnitten sieht dieser Kanal wie ein Punkt, bzw. ein Loch aus. In gut fixierten und gefärbten Präparaten erscheint die kanalartige Aushöhlung regelmäßiger, aber nicht so scharf, was wohl mit den Mängeln der Fixierung zusammenhängt: Es handelt sich ja hier um sehr subtile Dinge.

Die axiale Veränderung bzw. Aushöhlung der meistens cylindrischen Chromosomen wird um so ausgeprägter, je weiter die Anaphasen und Telophasen fortschreiten. Sie ist das erste Zeichen der destruktiven Veränderungen der Chromosomen, die ein wesentliches Merkmal der Kernrekonstruktion ausmachen. Später kommen noch andre Erscheinungen hinzu, die die Auflösung und Zerstreuung des Chromosomenmaterials beschleunigen: Die an den Polen dicht gehäuften Chromosomen beginnen zu anastomosieren, ferner treten in ihrem Innern immer mehr Vacuolen auf, so daß sie immer undeutlicher werden, während das Kerngerüst immer gleichmäßiger und besser ausgebildet wird.

Die lebenden Kerne sehen während der Rekonstruktion des Gerüstes sehr fein und zierlich strukturiert aus, nach Fixierung wird aber das

Gerüst häufig alteriert. Dieses stimmt mit unsrer alten Erfahrung, daß das Caryotin um so schwieriger zu fixieren ist, je feiner verteilt es ist, überein. Es leuchtet ein, daß demgemäß die Kerne in der Telophase in fixiertem Zustand ein recht wechselndes Aussehen darbieten können. So scheint mir z. B. der untere Kern in Fig. 55, Taf. XIX, schlechter als der obere erhalten zu sein. Selbstverständlich hat man hier lebendes Material und verschiedene Fixierungsmethoden zum Vergleich heranzuziehen.

Wenn man nun diese Verhältnisse berücksichtigt und gleichzeitig den Versuch macht, die prinzipielle Struktur der Chromosomen in der Telophase zu schildern, wird man zu folgenden Resultaten kommen. Sehen wir von den durch das Anastomosieren und die Oberflächenauflösung der Chromosomen veranlaßten wechselnden Gestalten derselben ab und richten wir unsre Aufmerksamkeit vornehmlich auf deren innere Veränderungen, so finden wir, daß diese doppelter Natur sind: Einmal beobachtet man die vorhin erwähnte centrale Aushöhlung und Vacuolisierung der Chromosomen; dazu kommt aber eine neue Erscheinung, indem man eine immer mehr ausgeprägte dualistische Anordnung des Caryotins in jedem Chromosom erblickt (Fig. 54, 55, Taf. XIX).

§ 2. Die Längsspaltung der Tochterchromosomen.

Diese telophasische Längsspaltung der Chromosomen kann in besonders günstigen Fällen schon früher beobachtet werden. Im allgemeinen scheint sie aber durch die gleichzeitigen Aushöhlungs- und Auflösungserscheinungen in früheren Stadien mehr oder weniger verdeckt zu werden. Bei fortschreitender Rekonstruktion wird sie aber deutlicher, so daß man häufig wahre Doppelfäden beobachtet (Fig. 56, 57, Taf. XIX). Und noch, wenn das Gerüst schon fast wieder hergestellt ist, kann man den dualistischen Bau der Chromosomenüberbleibsel beobachten (Fig. 58, Taf. XIX).

Beim Eintreten in den Ruhezustand verschwinden die Chromosomen als morphologische Individuen ganz und damit auch die Längsteilung oder der doppelte Bau derselben. Bei kürzeren Interphasen können wohl solche Doppelbildungen wie in Fig. 58 zum Teil erhalten werden, um dann in der Prophase als Anlagen der neuen Chromosomen zu dienen (vgl. Fig. 1—3).

§ 3. Fortsetzung und Literaturangaben.

Über die Strukturveränderungen der *Allium*-Chromosomen sind die Meinungen der früheren Autoren ziemlich verschieden. Es scheint mir

aber, als ob die verschiedenen Ergebnisse auch hier zumeist auf unzureichende Kritik hinsichtlich der Wirkung der Fixierungsmittel zurückzuführen wären.

Miss Merriman (1904) vertritt auch bei den Telophasechromosomen die Annahme einer »kreuzcylindrischen« Struktur. Weder Grégoire noch ich haben aber dies bestätigen können. Die exakte Konfiguration des Querschnitts der Telophasechromosomen ist übrigens nicht leicht zu bestimmen — weil sie wechselnd ist. Es leuchtet ein, daß centrale Auflösung und oberflächliches Anastomosieren der Chromosomen in Zusammenwirkung zu allerhand Gestalten der Chromosomen oder ihres Querschnittes führen kann, ohne daß man denselben deshalb eine besondere Bedeutung zuschreiben soll.

Fräulein Bonnevie (1908) unterscheidet in den Chromosomen der Anaphase eine dunklere Rindenschicht und eine hellere Markschicht, was ganz richtig ist. Nur ist diese »Markschicht« nach meiner Erfahrung kein eigentlicher Bestandteil der Chromosomen, sondern durch die centrale Vacuolisation geschaffen, die übrigens, nach dem lebenden Material zu urteilen, viel schärfer begrenzt ist, als man bei Beobachtung der fixierten Präparate glauben könnte. Dagegen kann ich nicht die Angabe Fräulein Bonnevies bestätigen, daß sich in dieser helleren »Markschicht« ein dunklerer axialer Strang befinde, der auf dem Querschnitt wie ein dunkler centraler Punkt erscheine (vgl. Bonnevie, 1908, Fig. 71—74). Es handelt sich bei Fräulein Bonnevie wohl um eine Täuschung bei der Beobachtung. Dagegen hat sie offenbar die Längsspaltung in der Anaphase gesehen (a. a. O., 1908, Fig. 79, Taf. XIV).

Eingehendere Untersuchungen über die Strukturveränderungen der Chromosomen bei *Allium* hat nur Grégoire (1906) angestellt. Er findet in den Telophasen nichts andres als eine zumeist centrale Vacuolisierung der Chromosomen. Eine Längsspaltung derselben hat er nicht beobachtet und führt die gegenteiligen Angaben Miss Merrimans auf Täuschungen zurück. Offenbar kann eine centrale Aushöhlung der Chromosomen bei gewisser Einstellung wie eine Längsspaltung erscheinen, durch vorsichtiges Drehen der Mikrometerschraube kann aber zumeist entschieden werden, ob die Aushöhlung auch in dem Plan des Gesichtsfeldes von Caryotin begrenzt wird, oder ob es sich um eine nur zweiseitige Begrenzung, also um eine wahre Längsspaltung handelt (bei *Vicia faba* werden wir speziellere Beispiele anführen). Völlig sichergestellt ist jedenfalls die Längsspaltung in Fällen, wo die Hälften ziemlich weit voneinander entfernt sind (Fig. 56, 58, Taf. XIX). Zweifelhaft sind nur die Fälle, wo die Auflösung nicht so weit vorgeschritten ist (Fig. 54. Taf. XIX) oder

die Spalthälften sehr dicht aneinander liegen (Fig. 55, Taf. XIX). Aber in dem letzteren Fall habe ich bei genauer Beobachtung nichts andres finden können, als daß es sich um eine wahre Längsspaltung handelt. Eine centrale Aushöhlung würde nicht wie eine so scharfe helle Linie hervortreten. Ausführliche Beschreibungen können aber nicht den direkten Anblick der Präparate ersetzen, ich verweise daher einfach auf die möglichst naturgetreu dargestellten Abbildungen und spreche als meine bestimmte Überzeugung aus, daß, was hier wie Längsspaltung erscheint, auch Längsspaltung ist.

Was die negativen Befunde Grégoires anbetrifft, so lassen sie sich schon aus dem Umstand erklären, daß dieser Forscher nur mit Hermann-Material gearbeitet hat. Nach meiner Erfahrung geben auch die Abbildungen und Schilderungen Grégoires die Struktur der Chromosomen, so wie sie nach Hermann-Fixierung erscheinen, recht genau wieder. Aber eine andre Sache ist es, ob Hermann ein geeignetes Mittel für die möglichst naturgetreue Fixierung der subtilen Kernstrukturen ist. Nach meiner Erfahrung nicht. Ich bin ja von der Untersuchung lebenden Materials ausgegangen, und dies hat mich gelehrt, daß die Flemmingsche Flüssigkeit am besten — obwohl nicht vollkommen — fixiert. Die Hermannsche Flüssigkeit gibt zwar die Massenverteilung des Caryotins ziemlich genau wieder, dagegen werden die feineren Strukturen bedeutend entstellt, Längsspaltungen verwischt, und überhaupt wird alles etwas vergröbert dargestellt[1]). Daher hat auch Grégoire die Verbreitung der Prophasenspaltung nicht in derselben Ausstreckung wie ich konstatieren können (S. 252).

Daß die Längsspaltung in den Telophasen so schwierig zu fixieren ist, hängt natürlich mit der feinen Verteilung des Caryotins zusammen. Offenbar entstehen zwischen den Spalthälften leicht Verklebungen, die eine Präformation von Vacuolen und Anastomosen vortäuschen, usw. Aber wichtig zu berücksichtigen ist auch der Umstand, daß die Längsspaltung nicht die primäre Erscheinung ist, die die Strukturveränderungen der homogenen Metaphasechromosomen einleitet. Das Primäre ist vielmehr die axiale Auflösung. Diese Auflösung hat die Bildung einer Reihe von Vacuolen in den Chromosomen zur Folge. Daß sie zuerst im Centrum der Chromosomen beginnt, kann mit einem konzentri-

---

[1]) Die Vacuolen in den Chromosomen scheinen übrigens nicht in Hermann naturgetreu erhalten zu werden. Sie sind im Leben keineswegs so klein und liegen nicht so angeordnet wie in den Figuren Grégoires (a. a. O. 1906, Fig. 2 u. 3, Taf. I). Hermann scheint artifizielle Vacuolen oder ein künstliches Schwammgerüst hervorzubringen.

schen Aufbau derselben zusammenhängen, später kann man aber statt einer centralen Vacuolenreihe deren zwei oder mehrere beobachten (Fig. 54, Taf. XIX). Diejenigen Chromosomen, die mehr als eine Vacuolenreihe enthalten, werden mehr aufgebläht als die andern und gehen früher in die Bildung des gleichförmigen Caryotingerüstes auf. Übrigens sind die Vacuolen in verschiedener Weise ausgebildet, wahrscheinlich werden sie, nach dem lebenden Material zu urteilen, bei der Fixierung zumeist mehr oder weniger entstellt.

Die Längsspaltung wird deutlich erst, wenn die Auflösung so weit vorgeschritten ist, daß die centrale Vacuolisierung eine völlige Aushöhlung hervorgebracht hat. Wir wollen es hier nicht auseinandersetzen, ob dies auf einen genetischen Zusammenhang zwischen der Auflösung und Feinverteilung des Caryotins und der dualistischen Anhäufung desselben in den Chromosomen hindeutet. Wir stellen hier einfach fest, daß die Längsspaltung zumeist erst bei beginnender Auflockerung deutlich sichtbar wird.

Schon aus der gegebenen Schilderung des Schicksals der Tochterchromosomen geht hervor, daß die Konfiguration des Querschnittes derselben sehr wechselnd ist. Eine centrale Vacuolisierung muß natürlich einen ringförmigen Querschnitt hervorbringen, eine Längsspaltung tritt am Querschnitt wie zwei Punkte hervor. Aus dem Umstand aber, daß die Auflösung des Caryotins und seine Feinverteilung stetig fortdauern und daß der Zeitpunkt der Entstehung der Längsspaltung nicht genau angegeben werden kann, geht hervor, daß ein Urteil, das sich nur auf die Konfiguration des Querschnittes an einzelnen Stellen der Chromosomen stützt, immer unsicher bleiben muß. Dies haben wir ebenfalls deutlich bei der Prophase gefunden (vgl. S. 251). Und sogar in den Stadien, wo die prophasische Längsspaltung der Chromosomen am deutlichsten und unzweideutigsten hervortritt, also kurz vor der Metaphase, habe ich Bilder gesehen, die man nicht als Argumente für eine Längsspaltung anführen könnte. Ich habe bisweilen fast ringförmige Querschnitte der Doppelchromosomenschlingen beobachtet. Es kann sich in ähnlichen Fällen sehr wohl um Beobachtungstäuschungen handeln, es scheint mir aber, daß man hier an die vorher erwähnte capillare Anhäufung der Farbe denken sollte (vgl. 1912 b, S. 270). Übrigens wissen wir nicht, ob nicht die Chromosomen aus mehr als einer physikalischen Substanz bestehen. Wir haben schon mehrmals diese Frage aufgeworfen, und wir erwähnen sie hier noch einmal, um zu zeigen, daß es nicht leicht ist, nach der Konfiguration eines unsicheren optischen Querschnittes einer dünnen Chromosomenschlinge ein Urteil über die eventuelle dualistische Lagerung

der wichtigsten Chromosomensubstanz zu fällen. Es kann daher, nach meiner Meinung, nicht viel bedeuten, daß ich in einigen Fällen (vgl. Fig. 57, Taf. XIX) einen ringförmigen optischen Querschnitt der substanzarmen Chromosomen in der Telophase zu beobachten geglaubt habe. Diese unsichere Beobachtung kann übrigens den Wert der Schlußfolgerungen, die man aus einem so schönen und deutlichen Kern, wie in Fig. 56, Taf. XIX, ziehen kann, keineswegs verringern.

Vergleicht man die Telophasespalte mit der Prophasespalte, so findet man, daß die erstere mindestens ebenso deutlich und häufig viel deutlicher wie die letztere ist. Ein Vergleich der Figuren veranschaulicht dies, und besonders interessant scheint mir in genannter Hinsicht die Fig. 30, Taf. XVIII, zu sein. Fig. 30*b* stellt ein Tangentialstück eines Telophasekerns etwa im Stadium der Fig. 54, Taf. XIX, Fig. 30*a* ein Tangentialstück eines Prophasekerns dar. Beide Zellen lagen nebeneinander im Präparat, und alle Strukturen in denselben wurden möglichst genau in die Zeichnung eingetragen. Wie man sieht, besitzt das Caryotingerüst in beiden Fällen ganz denselben morphologischen Charakter, der Dualismus in dem Aufbau der Chromosomen ist in beiden Fällen ebenso gut — oder ebenso undeutlich, wenn man so will — zu beobachten. Und doch wird die in Fig. 30*b* zu beobachtende Längsspaltung später noch sehr viel klarer, während die Prophasespaltung in späteren Stadien fast verwischt werden kann (vgl. S. 248).

Wir verbinden mit der Entdeckung der telophasischen Längsspaltung der Chromosomen zunächst keine theoretischen Annahmen. Wir können nicht entscheiden, ob sie immer von Bedeutung für die Prophase ist, ob also in jedem Ruhezustand ein ähnlicher zum Teil unsichtbarer Dualismus des Caryotins jedes Chromosoms herrscht. Wir betrachten es aber als sehr wahrscheinlich, daß bei schnell aufeinanderfolgenden Teilungen die erwähnte Längsspaltung direkt für die Längsspaltung der Prophasechromosomen benutzt wird, und bei *Vicia faba* werden wir noch weitere Belege für diese Behauptung finden.

Abschnitt II. Vicia faba.

§ 4. Innere Vacuolisierung und Längsspaltung der Tochterchromosomen.

In den auseinanderweichenden Tochterchromosomen bekommt man bald eine axiale Längslichtung zu sehen, in vielen Fällen beginnt aber schon jetzt eine reale Längsspaltung derselben. Besonders deutlich war diese Längsspaltung in einem viele Jahre alten mit Safranin gefärbten Flemming-Präparat zu beobachten (Fig. 52, 53, Taf. XIX).

Fig. 52*a* und *b* stellen zwei Schnitte einer frühen Anaphase dar. Die Längsspaltung ist außerordentlich deutlich und stellenweise sehen die Chromosomen wie Doppelfäden aus. Noch selbständiger werden die Spalthälften später, wenn sie an die Pole gekommen sind (Fig. 53). Diese Figur stellt zwei Chromosomen in diesem Stadium vor. Sie sehen ganz wie Prophasechromosomen aus, und die Längshälften sind umeinander gedreht. So außerordentlich deutlich und verbreitet habe ich die Längsspaltung in keinem meiner späteren neuen oder einige Jahre alten Präparate gesehen, obwohl sie, nach dem Aussehen der Prophasen zu urteilen, zum Teil besser fixiert waren. Jedoch habe ich die Längsspalten immer deutlich genug beobachtet, um mich von ihrer Realität sicher zu überzeugen. Überhaupt ist die anaphasische Längsspaltung hier deutlicher und früher beginnend als bei *Allium cepa*. Schon in der Metaphase habe ich sie in günstigen Fällen beobachtet. Für die Realität der Längsspaltung im Leben spricht der Umstand, daß sie nur bei guter Präparation beobachtet werden kann, und daß sie während der ganzen Telophase erhalten wird. Übrigens erinnere ich an das schon in § 3 über diese Fragen Gesagte. Die Beobachtungen in dem erwähnten alten Flemming-Safranin-Präparat scheinen darauf hinzudeuten, daß eine dualistische Anordnung des Caryotins in den Anaphasechromosomen herrschen kann, ohne daß man sie für gewöhnlich zu sehen bekommt. Die eben erwähnten Beobachtungen lehren, daß auch unsre Färbungstechnik nicht unfehlbar ist, so daß sie nur unter besonders günstigen Verhältnissen feine Dichtigkeitsdifferenzen in dem Caryotin sichtbar machen kann.

Ob auch in den *Vicia*-Chromosomen eine frühzeitige centrale Vacuolisierung stattfindet, ist mir nicht recht klar geworden. Nach dem Geschilderten scheint die Längsspaltung hier im Gegensatz zu dem Verhalten in den *Allium*-Chromosomen ursprünglicher als die Vacuolisierung zu sein. Dies beweist vielleicht die relative Unabhängigkeit der beiden Vorgänge voneinander.

Die Längsspaltung in den Tochterchromosomen tritt bei fast allen Fixierungen hervor, obwohl am deutlichsten nach Flemming und Hermann. In Tellyesniczky-Präparaten beobachtet man häufig eine distinkte, helle Linie in den an den Polen belegenen Chromosomen.

Ebenso wie bei *Allium* tritt bei *Vicia* die dualistische Verteilung des Caryotins in den Chromosomen bei fortschreitender Rekonstruktion immer deutlicher hervor, d. h. solange die Chromosomenindividuen noch unterschieden werden können. Deutlich wird die Doppelstruktur der Chromosomen in Fig. 60, 62, 63, Taf. XIX, beobachtet. Sie wurden alle nach einem Flemming-Präparat bei Eisenhämatoxylinfärbung ge-

zeichnet. Auch nach MERKEL-Fixierung kann die doppelte Struktur der Chromosomen ziemlich gut erhalten werden (Fig. 60, Taf. XIX). Das Ergebnis wird aber hier mehr schwankend, indem man auch weniger gut fixierte Telophasen antreffen kann. In HERMANN tritt die Längsspaltung nicht so deutlich hervor, was nach den sonstigen Erfahrungen über die Einwirkung dieser Flüssigkeit nicht überraschend ist. Wie man aus Fig. 61 sieht, ist aber auch hier die dualistische Anhäufung des Chromosomenmaterials unverkennbar. Bisweilen nehmen die Telophasechromosomenschlingen ein solches Aussehen an, daß die Kerne täuschend Prophasekernen ähnlich werden. In der Fig. 9, Taf. VI, meiner Abhandlung (1910b) ist auch die Längsspaltung der Telophasechromosomen sehr deutlich zu beobachten. In Textfig. 5 (a. a. O. 1910b, S. 338) sieht man deutlich längsgespaltene Anaphasechromosomen.

Bei fortschreitender Rekonstruktion der Kerne wird wohl manchmal die Chromosomensubstanz so fein verteilt, daß man die Gestalt oder das Gerippe der Chromosomen nicht unterscheiden kann, und das Schicksal der Längshälften läßt sich dann nicht direkt verfolgen. Liegen aber die Kerne in der Zone der lebhaftesten Teilung, so hat der Kern nicht Zeit, sich vollständig zu rekonstruieren, ehe er in Prophase wieder eintreten muß, und ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß in diesen Fällen die noch vorhandenen Überbleibsel der Chromosomen — wie wir sie etwa in Fig. 63 beobachten — Anlagen zu den Prophasechromosomen werden, und daß in diesen Fällen also die Prophasespaltung in den Meta- und Anaphasen der vorhergehenden Teilung angelegt wird (S. 255). In der Tat muß der zeitliche Unterschied zwischen den Stadien Fig. 63, Taf. XIX, und Fig. 23, Taf. XVIII, ziemlich unbedeutend sein. Der in Fig. 23 abgebildete Kern tritt — nach dem, was wir in Kap. I, § 6, auseinandersetzten — eben in Prophase ein, und soweit man nach morphologischen Ähnlichkeiten urteilen kann, ist es sehr wahrscheinlich, daß er sich unmittelbar aus einem solchen wie in Fig. 63 entwickelt hat.

§ 5. Die Entstehung der Caryosomen.

In den Regionen der Wurzelspitze, wo sich die Zellen lebhaft teilen, werden keine typischen Ruhekerne gebildet, das Caryotin behält eine mehr zerstreute Lokalisierung, sofern es nicht zugleich Überbleibsel der Telophasechromosomen bildet. Die gleichmäßige Struktur, die wir häufig in den Interphasekernen im Urmeristem fanden, denen also größere Caryotinklumpen abgehen, rührt wohl von den Vorgängen in der Telophase her. Die Chromosomen werden ja ziemlich gleichförmig aufgelöst und durch Fäden verbunden. Die Caryosomen des typischen Ruhekerns

dürften daher zumeist erst sekundär, durch nachheriges partielles Lokalisieren (Zusammenfließen) des Caryotins entstehen. Eine morphologische Beziehung zwischen den Telophasechromosomen und den Caryosomen läßt sich folglich in der Regel nicht nachweisen. Nur in einzelnen Fällen habe ich Bilder beobachtet, die man in der Weise deuten könnte, daß das Caryotin der Chromosomen zu knotenartigen Ansammlungen zusammenfließe (Fig. 59, Taf. XIX). Diese Fälle sind aber nicht unanfechtbar. Die in Fig. 59 abgebildete Zelle lag in der äußersten Zellschicht des Pleroms und in diesem werden nicht selten Artefakte erzeugt (S. 239), so daß Knoten oder Scheibchen vorgetäuscht werden können. Außerdem ist die Zelle in Fig. 59 abnorm, denn es fehlt ihr an einer Scheidewand. Es ist daher nicht ganz ausgeschlossen, daß sich die beiden Kerne in Prophase befinden; in der Tat erinnert die Konfiguration des Caryotingerüstes sehr an die Struktur der Prophasekerne.

Es kann jedenfalls sicher behauptet werden, daß bei schnell aufeinanderfolgenden Teilungen kein solches Zusammenfließen des Caryotins jedes Chromosoms stattfindet, daß etwa 9—16 Caryosomen entstehen. Wird hier nicht durch intensive Vacuolisation, Anastomosierung und Auflösung eine durchaus gerüstartige Struktur geschaffen, so werden jedenfalls mehrere Partien oder Caryotinmassen jedes Chromosoms erhalten, denn die Zahl der Caryotinklumpen in den kürzeren Interphasen ist sehr groß (Kap. I, § 6).

In den länger dauernden Interphasen, wo auch mehr oder weniger typische Caryosomen vorhanden sind, hat wohl schon ein Lokalisieren des Caryotins oder vielmehr eine vorzugsweise Anhäufung desselben in einer kleineren Anzahl (9—16) Klumpen stattgefunden. Keine sicheren Argumente sprechen für die Behauptung, daß diese Klumpen direkte Überbleibsel der Chromosomen vorstellten, denn die Telophasen außerhalb des Urmeristems sind nicht wesentlich von denjenigen in demselben verschieden. Jedenfalls stimmt ja auch die Zahl der Caryosomen nicht genau mit der Zahl der Chromosomen überein. Aus den Beobachtungen über die Telophasen und über die Prophasen geht also hervor, daß die Caryosomen bei *Vicia* keine prinzipiell wichtigen Bildungen sind, sondern daß die Chromosomenbildung auch ohne sie vor sich gehen kann. Die typischen Caryosomen sind mit andern Worten ein Merkmal des Ruhestadiums.

Abschnitt III. Cucurbita pepo. Ranunculus.

Die neugebildeten Tochterkerne bei *Cucurbita* sind so klein und werden immer so mangelhaft konserviert, daß man keine näheren Auf-

schlüsse über die Verwandlungen der Chromosomen bekommen kann: Fig. 51, Taf. XIX, zeigt einen Telophasekern nach FLEMMING-Fixierung und Eisenhämatoxylinfärbung. Man beobachtet etwa 16—17 Klumpen, aber die drei Nucleolen können mehrere verdeckt haben, auch sind wohl künstliche Verschmelzungen eingetreten, so daß ich es nicht für unwahrscheinlich halte, daß die Caryosomen der interphasischen oder Ruhekerne (S. 243) von den Telophasechromosomen direkt abstammen. Allerdings wird das Caryotin zum Teil feiner verteilt, so daß ein lockeres Gerüstwerk und die überzähligen Caryosomen entstehen. Da die neugebildeten Tochterkerne ziemlich klein sind, müssen sie nicht unerheblich wachsen, und vielleicht geschieht während dieser Periode die notwendige Vermehrung des Caryotins (vgl. S. 263).

Bei den Ranunculaceen kann man die Längsspaltung in der Telophase beobachten. Schon in einer früheren Arbeit habe ich (1909, S. 78) zwei Figuren aufgenommen, die unzweifelhaft diese Längsspaltung in den Archespor- (bzw. Pollenmutter-) Zellen von *Trollius europaeus* vorführen. In Fig. 22, Taf. II, der erwähnten Arbeit sieht man mehrere der Chromosomenschlingen mit centraler Vacuolisation oder Längsspaltung versehen, und in Fig. 23 ist ein sich rekonstruierender Kern abgebildet, in welchem man zwei dualistisch aufgebaute Chromosomen beobachtet. Damals hatte ich die Erscheinungen bei der vegetativen Caryokinese nicht hinreichend genau studiert, um zu entscheiden, ob ich eine wirkliche Längsspaltung oder nur eine centrale Vacuolisierung vor mir hätte (1909, S. 94f.). Jetzt hege ich keine Zweifel darüber, daß diese Bilder von *Trollius europaeus* in ganz derselben Weise zu deuten sind, wie diejenigen der Telophase bei *Allium cepa*. (§ 3).

B. Allgemeiner Teil.

Kap. IV. Die Konfiguration des Caryotins in Ruhezustand und Interphase.

§ 1. Das Kerngerüst.

Wie aus unsern Befunden und der einschlägigen Literatur hervorgeht, wechselt die Konfiguration des Caryotins je nach den in jeder Art oder in jedem Elementarorgan vorherrschenden inneren Bedingungen. Eine feste oder immer wiederkehrende Struktur des ruhenden Kernes gibt es folglich nicht. Lehrreiche Beispiele sind in dieser Hinsicht die gelappten Kerne der Spinndrüsen der Raupen, die nach KORSCHELT (1890) eine in jedem Lappen wechselnde Struktur besitzen.

Das Gerüst des Kernes kann also aus Fäden, Tröpfchen oder kleinen unregelmäßigen Caryotinmassen aufgebaut sein, die meistens in der Kernhöhlung gleichmäßig verteilt sind. Ist das Caryotin fein verteilt, so bekommt das Gerüstwerk ein fein granuliertes, wabiges oder schwammartiges oder im optischen Querschnitt netzartiges Aussehen. Bei weniger feiner Verteilung kann sich ein Balkenwerk oder ein Tropfenhaufen bilden.

Daß besonders bei feinerer Verteilung des Caryotins die einzelnen Elemente des Gerüstwerks miteinander zusammenhängen und anastomosieren, ist sicher. Wird das Gerüst aus Balken und unregelmäßigen Caryotinmassen aufgebaut, so können wohl diese unter Umständen frei liegen, ein solches Verhältnis dürfte aber nicht Regel sein. Unter der Einwirkung von ungünstigen Fixierungsmitteln kann sogar ein feines Netzwerk in einen Haufen kleiner Körner verwandelt werden, wie wir dies auf S. 218 erwähnten. Aus dem Gesagten geht hervor, daß Behauptungen, wie diejenige Tellyesniczkys (1902), daß alle Kerne nur größere oder kleinere, freiliegende Caryosomen enthielten, einseitig sind und nur in einzelnen Fällen mit den tatsächlichen Verhältnissen übereinstimmen. Alle Kerne besitzen auch nicht fadig-netzartige Struktur, wie Flemming in späteren Jahren behauptete, oder haben Wabenbau, wie es Bütschli annahm, oder sind durchweg mit Körnchen versehen, wie die Verteidiger der Granulalehre (Altmann, Auerbach, Metzner u. a.) behaupten. Solche einseitige Auffassungen, die mit der falschen Vorstellung einer festen oder in allen Kernen wiederkehrenden Struktur verknüpft sind, dürften meistens mit der durch gewisse Fixierungsmittel konsequent erzeugten artifiziellen Struktur des Caryotins zusammenhängen. Das wirkliche Verhältnis ist, daß alle diese Lehren eine partielle Gültigkeit haben, indem das Caryotin im Leben sowohl als Fäden, Körnchen (Tröpfchen), wie als Waben, Netze usw. auftreten kann.

Bei dieser in den Einzelheiten wechselnden Konfiguration des Caryotins behält aber diese in den meisten Fällen ein gewisses allgemeines Merkmal, das etwa so ausgedrückt werden kann, daß die morphologischen Elemente des Caryotins eine solche Gestalt haben, daß man keine näheren Beziehungen zwischen denselben und den Teilungszuständen des Caryotins beobachtet. Die Elemente des Gerüstwerks stehen, was die Form anbetrifft, in einem gewissen Gegensatz zu den länglichen Spiremfäden. Nur in den Interphasen trifft man Anordnungen des Caryotins an, die auf die Caryokinese hinzuzielen scheinen.

Eine Ausnahmestellung nehmen die Kerne der *Chironomus*-Larve und im Intestinalepithel der dipteren Larve *Ptychoptera* ein (Balbiani, 1881; van Gehuchten, 1890), denn hier scheint das Caryotin schon in

Ruhe als Spirem aufzutreten. Auch in den Tentakeln von *Drosera* treten bei Reizung Spiremfäden ähnliche Dinge auf (ROSENBERG 1899, 1909, HUIE 1897, 1899).

In kausaler Hinsicht sind diese Fälle völlig unaufgeklärt. Sie scheinen darauf hinzudeuten, daß die Bedingungen des Spirems auch unabhängig von der Caryokinese realisiert werden können. Allerdings stehen diese Fälle vereinzelt da, obwohl sie im Zusammenhang mit Fällen, wo in besonders tätigen Zellen das Caryotin eine spezielle Konfiguration annimmt, betrachtet werden können.

Versucht man die wechselnde Struktur der Kerne (die jedoch in denselben Kernarten konstant zu sein pflegt) unter allgemeinen Gesichtspunkten zu klassifizieren, so lassen sich zurzeit wohl nur die Begriffe Kerngerüst und Caryosomen bequem verwenden.

Über das Gerüst haben wir nicht viel zu dem oben Angeführten hinzuzufügen. Seine Konfiguration kann — wie erwähnt — wechselnd sein, aber bei demselben Kerntypus behält sie zumeist ein und denselben Charakter. Eine genaue Ermittlung der feineren Struktur des Gerüstes ist schon deshalb außerordentlich schwierig, weil wir dasselbe noch nicht naturgetreu zu fixieren wissen (s. Kap. I). Aus dem Grunde, daß diese feinere Struktur keine feste ist, daß mit andern Worten das Gerüst keine prinzipielle Architektonik aufweist, sondern wegen der zähflüssigen oder geleeartigen Konsistenz des Caryotins in jedem einzelnen Falle eine der augenblicklichen Konstellation der inneren Bedingungen entsprechende Konfiguration annimmt, bleibt — wie wir mehrmals in unsrer speziellen Darstellung hervorgehoben haben — das Forschen nach dieser Konfiguration in allen ihren Einzelheiten für das kausale Verständnis der Caryokinese weniger wichtig.

§ 2. Die Caryosomen. Caryotinkonfiguration und Chromosomenbildung.

Günstiger gestalten sich nun die methodischen Verhältnisse hinsichtlich der Caryosomen. In einer vorhergehenden Arbeit habe ich die Caryosomen wie Klumpen aus Caryotin, die sich von dem übrigen Gerüstwerk besonders abheben, definiert (1912b). Mit Kenntnis des wechselnden Aussehens des Gerüstwerks kann diese Definition selbstverständlich nicht ganz scharf werden. Dies hängt auch mit der Natur der Sache zusammen: Denn Caryosomen und Gerüst bestehen beide aus Caryotin, d. h. sie geben beide Material an die Chromosomen ab, und demgemäß muß bei abnehmender Größe der Caryosomen der Unterschied zwischen diesen und den Gerüstwerkselementen verwischt werden. Denn es gibt ja keinen andern Unterschied als einen morphologischen, und die Charakteristika sind

auch morphologisch, d. h. beziehen sich auf Gestalt und Größe. Obwohl also eine gewisse Unschärfheit der Begriffe nicht zu vermeiden ist, zeigt jedoch die Erfahrung, daß die von uns benutzte Terminologie das Beschreiben der betreffenden Dinge sehr erleichtert.

Als Caryosomen in unsrer Meinung sind wohl die »Netzknoten« oder »Pseudonucleolen« Flemmings (1882), die »cyanophilen Nucleolen« Auerbachs (1891), die »Nucleinkörper« Zacharias' (1895, S. 217), die »Pseudonucleolen« Rosens (1894), die bei der Caryokinese zu Chromosomen werden sollen, die größeren »Chromatinkugeln« Zimmermanns (1896) und andrer Forscher zu bezeichnen. Unter den Begriff Caryosomen fallen auch die »Chromatinklumpen«, die O. Rosenberg (1899) und L. Huie (1897, 1899) in den Tentakeln von *Drosera* fanden, und diejenigen, die Schniewand-Thies (1897) in den Septalnektarien und Martins Mano (1904) in *Solanum* erwähnt haben.

Neuerdings hat man namentlich den pflanzlichen Caryosomen ein besonderes Interesse gewidmet. Es hat sich nämlich gezeigt, daß sie bisweilen in einer ziemlich konstanten Zahl auftreten, die nahe mit der Chromosomenzahl übereinstimmt. Rosenberg (1904, S. 251), der diese Entdeckung zuerst gemacht hat, fand in den ruhenden Kernen aus dem Integument halbreifer Samen von *Capsella Bursa pastoris* 32 Caryosomen (Chromosomenzahl 32), während sie in den ruhenden Endospermkernen die erwartete Zahl 48 hatten. Auch in der Samenschale von *Zostera marina* und im Integument halbreifer Samen von *Calendula* sp. fand Rosenberg Caryosomenzahlen, die mit den respektiven Chromosomenzahlen übereinstimmten. Nach dieser Entdeckung Rosenbergs folgten ähnliche Angaben von Overton, Laibach, Malte, Guttenberg, Lundegårdh, Geerts.

Laibach (1907) bestätigte Rosenbergs Angaben über *Capsella* und führte Zählungen in Kernen der Nebenblätter des Vegetationskegels von *Sisymbrium strictissimum*, in *Stenophragma Thaliaurum*, *Alyssum saxatile*, *Wirczbikii* und *argenteum*, *Iberis primata*, *Lunaria biennis* aus. In diesen Kernen stimmte die Zahl der »Chromatinkörper« »wenigstens annähernd« mit der Zahl der Chromosomen überein. Bei *Brassica Napus* wurde die erwartete Zahl sehr häufig in vegetativen Zellen gefunden, dagegen eine zu niedrige in den Pollenkernen.

Malte (1908, 1910) fand mit der Chromosomenzahl übereinstimmende Caryosomenzahlen bei *Mercurialis*.

Rosenberg (1909 a) untersuchte Kerne der Antherenwandung, Tapetenzellen, Fruchtwandzellen und Gonotokonten von *Drosera* und fand Caryosomen in derselben Zahl wie die Chromosomen. In einer

andern Arbeit (1909b) erwähnt Rosenberg, daß er in etwa 40 neuen Fällen ähnliche Verhältnisse gefunden hat. Bei *Crepis virens* (Rosenberg, 1909c), wo die diploide Chromosomenzahl nur sechs ist, konnte er ohne Schwierigkeit sechs Caryosomen in den Ruhekernen feststellen.

Ganz übereinstimmende Verhältnisse wie die in den eben erwähnten Fällen dürften die Kerne von *Cucurbita pepo* darbieten. Wir fanden hier (Kap. III, Abschn. 3), besonders in den älteren Kernen der Wurzelhaube, eine auffallend konstante Zahl der Caryosomen, die mit der Zahl der Chromosomen übereinstimmt.

Ebensowenig wie in den von mir beschriebenen Fällen glaube ich aber, daß man in den oben zitierten berechtigt ist, diese Körper mit einem besonderen Namen zu belegen und sie somit von den ganz ähnlichen Caryosomen andrer Kerne, die nicht in der Chromosomenzahl auftreten, zu unterscheiden. Ein prinzipieller Unterschied zwischen Kernen, die ebensoviele Caryosomen, wie Chromosomen in der Metaphase ausgebildet sind, besitzen und solchen, die eine schwankende Caryosomenzahl besitzen, kann nicht gemacht werden. Die ersteren Kerne stellen — wie es mir scheint — nur einen Grenzfall vor, der bei andern Kernen wohl infolge nicht völlig geeigneter innerer Bedingungen (z. B. zu großer Caryotingehalt) selten oder niemals in dem normalen Entwicklungscyklus realisiert wird.

Ob eine so vollständige Konstanz der Caryosomenzahl wie der Chromosomenzahl jemals erreicht wird, kann noch nicht entschieden werden. Nach meinen Zählungen an *Cucurbita*-Kernen erscheint es jedenfalls zweifelhaft. Auch bei den oben zitierten Angaben muß man in Verdacht haben, daß die Konstanz nicht vollständiger als bei *Cucurbita* ist, denn die Verfasser scheinen häufig nur die günstigsten Fälle publiziert zu haben. Es erscheint mir doch a priori nicht ausgeschlossen, daß eine ebenso große Konstanz wie bei der Chromosomenzahl unter besonders günstigen Verhältnissen, wie z. B. bei *Crepis virens* (vgl. oben), auch bei den Caryosomen der Ruhekerne realisiert werden könnte. Denn wahrscheinlich sind die Zahlenübereinstimmungen nicht willkürlich.

Andre Forscher haben aber in vielen Fällen, in Ähnlichkeit mit den von mir beschriebenen Verhältnissen bei *Vicia faba* und *Cucurbita pepo*, eine mehr oder weniger schwankende Caryosomenzahl gefunden. Strasburger (1905, 1909) erwähnt einige solche Fälle, auch Miyake (1905) und Mottier (1907, 1909) fanden schwankende Caryosomenzahlen. Guttenberg (1909) fand in den Zellen von *Adoxa* 25—30 Körner in jedem Ruhekern, Lagerberg (1909) traf gewöhnlich 30—40 Klumpen in *Adoxa moschatellina* an (Chromosomenzahl 36). Geerts (1909) fand in *Oeno-*

thera Lamarckiana eine konstante Zahl der Caryosomen, während Gates (1908) in den Ruhekernen von *Oenothera rubrinervis* eine variierende Zahl der entsprechenden Körper konstatierte. Auch Davis (1909) fand in *Oenothera grandiflora* keine konstante Caryosomenzahl, obwohl in einzelnen Kernen ebensoviele Caryosomen wie Chromosomen vorkamen. Němec (1910, S. 283, 287) erwähnt einige Fälle mit schwankender Caryosomenzahl.

In der Literatur findet man keine eingehenderen Angaben über das Verhalten der Caryosomen in Kernen, die sich in längerer oder kürzerer Interphase befinden. Nach Rosenberg sollen die Caryosomen in typischen Ruhekernen am besten hervortreten. Besonders bei den oben zitierten Angaben über schwankende Caryosomenzahlen hat man zu beachten, daß die Zählungen vielleicht nicht immer an typischen Ruhekernen vorgenommen wurden. In den Interphasen ist die Anzahl der Caryosomen in solchen Kerntypen wie bei *Vicia* häufig viel größer als in typischer Ruhe, sofern nun in der Interphase wirkliche Caryosomen überhaupt gebildet werden (Kap. I § 6). Bei *Cucurbita* enthielten fast alle Interphasen Caryosomen und diese waren ein wenig zahlreicher als in typischen Ruhekernen (S. 243).

Bei Caryosomenzählungen hat man ferner auf die Wirkung der Fixierungs- und Färbungsmittel zu achten. Daher werden solche Zählungen immer viel unsicherer als Chromosomenzählungen.

Was die morphogenetische Funktion der Caryosomen anbetrifft, so sind wir in Teil A durch unsre eignen Untersuchungen zu der Auffassung gekommen, daß sie keine prinzipielle Bedeutung für die Chromosomenbildung besitzen. In den Interphasen von *Allium* finden wir keine Spur von Caryosomen und in den Interphasen bei *Vicia* kamen sie keineswegs immer vor. Dies beweist, daß die Chromosomenbildung völlig unabhängig von den Caryosomen geschehen kann. Sind aber die inneren Bedingungen der Caryotinverteilung derartig, daß Caryosomen auch in den kurz dauernden Interphasen gebildet werden, wie bei *Cucurbita pepo* (Kap. III, Abschn. 3), so erleichtern natürlich diese die Caryotinlokalisation, besonders wenn sie, wie hier, in einer Zahl vorzukommen pflegen, die nicht viel höher als die Chromosomenzahl ist. Wir können aber schon aus dem Umstande nicht annehmen, daß die Caryosomen hier wie besonders ausgebildete »Centren für die Chromosomenbildung« fungierten, weil sie nicht exakt dieselbe Zahl wie die Chromosomen besitzen, aber eine solche Annahme wäre auch ohnedies völlig willkürlich, denn der Fall *Cucurbita pepo* steht relativ vereinzelt da, und es ließe sich schwerlich denken, daß die Mechanik der Chromosomenbildung hier in ganz andrer Weise wie z. B. bei *Allium cepa* eingerichtet wäre. Der Umstand, daß die Caryo-

somen durchgehends besser in typischen Ruhekernen ausgebildet sind, deutet vielmehr darauf hin, daß die Bedingungen, die zu ihrer Entstehung führen, nicht direkt mit der Caryokinese verknüpft sind. Daß die Caryosomen in den typischen Ruhekernen bisweilen in der Chromosomenzahl auftreten, kann mit Verhältnissen zusammenhängen, die andernorts besprochen werden. Diese Fälle sind aber, wie schon genannt, als Grenzfälle zu betrachten, die keineswegs immer realisiert werden und mit gewissen allgemeinen Bedingungen zusammenzuhängen scheinen.

Für diese Grenzfälle könnte man wohl einen besonderen Namen einführen. Die Benennung »Prochromosomen«, die von Overton eingeführt wurde, scheint mir aber ziemlich ungeeignet zu sein, denn da die betreffenden Bildungen für das typische Ruhestadium charakteristisch sind und da in den Meristemen die Chromosomenbildung nach Gesetzen verläuft, die eine besondere Prälokalisation des Caryotins unnötig macht, kann ein Name, der die betreffenden Bildungen in direkten genetischen Zusammenhang mit den Chromosomen setzt, nur allzu leicht zu Mißverständnissen führen. Die in der Chromosomenzahl auftretenden Caryosomen können sogar nicht als »Postchromosomen« benannt werden, denn aus unsern eignen Untersuchungen sowie aus den Bemerkungen Rosenbergs geht hervor, daß in der Telophase im allgemeinen eine feine gleichmäßige Verteilung des Caryotins stattfindet, und daß die Caryosomen im allgemeinen erst durch spätere Lokalisation und wohl auch unter Abnahme der Menge des Caryotins entstehen. Jedenfalls kann eine direkte genetische Beziehung zwischen Telophasechromosomen und Caryosomen nicht als Regel betrachtet werden.

Wie schon mehrmals hervorgehoben wurde, kann ich die in der Chromosomenzahl auftretenden Caryosomen nicht prinzipiell von denjenigen unterscheiden, die eine wechselnde Zahl haben. Die verschiedenen Kerntypen sind nicht scharf voneinander gesondert, sondern es finden sich alle Übergangsglieder zwischen Kernen mit sehr mangelhaft ausgebildeten (wie bei *Allium*) und solchen mit sehr gut ausgebildeten Caryosomen (wie bei *Cucurbita* und den vorhin zitierten Pflanzen). Einen interessanten Übergangstypus bilden die *Vicia*-Kerne, denn hier finden wir in einem ziemlich dichten Gerüst deutliche Caryosomen in einer Anzahl, die nicht konstant, aber auch nicht sehr wechselnd ist.

Die Faktoren, welche für die Ausbildung von Caryosomen maßgebend sind, lassen sich ebensowenig wie diejenigen genau präzisieren, die das Erreichen des Grenzfalles, wenn sie dieselbe Zahl wie die Chromosomen bekommen, bedingen. Im allgemeinen herrscht wohl ein gewisser Gegensatz zwischen Gerüst und Caryosomen, indem bei einem wohlausgebildeten

und dichten Gerüst die Caryosomen zu mangeln oder schlecht ausgebildet zu sein pflegen, und wohlausgebildete Caryosomen häufig nur von einem lockeren Gerüst umgeben sind (vgl. die Verhältnisse bei *Allium* und *Vicia*). Jedoch lehren die Kerne bei *Vicia*, daß sowohl Caryosomen wie Gerüst zusammen vorkommen können. Sicher ist aber, daß in einem dichten Gerüst Caryosomen verdeckt werden können. Daher pflegen solche Fixierungsmethoden, die die feineren Strukturen des Gerüstes und der Prophasechromosomen zerstören oder weglösen, für die Sichtbarmachung von »Prochromosomen« eine große Rolle zu spielen (vgl. S. 219).

Während wir in kernteilungsmechanischer Hinsicht keinen prinzipiellen Unterschied zwischen Caryosomen, die in der Chromosomenzahl auftreten, und solchen, die eine mehr weniger schwankende Zahl besitzen, oder zwischen Caryosomen und Gerüst machen, haben wir die Frage der eventuellen stofflichen Verschiedenheit derselben unberührt gelassen. Hierüber ist auch nichts bekannt. In morphogenetischer Hinsicht leuchtet ein, daß bei der Chromosomenbildung nicht alle morphologischen Elemente des Caryotins gleichwertig sind, sondern daß ihr Wert mit der Menge derselben oder allgemein mit der Verteilung des Caryotins zusammenhängt. Eine nähere Aufklärung dieser schwierigen Verhältnisse, die eng mit der Frage der Kontinuität der Chromosomen zusammenhängt, bleibt der Zukunft vorbehalten. Bei den Mängeln unserer gegenwärtigen Methodik lassen sich so minutiöse Strukturuntersuchungen nicht mit genügender Sicherheit ausführen, daß man sich über die Teile des Gerüstes oder die Anzahl der Caryosomen in dem Ruhekern, die ein Chromosom bilden werden, näher unterrichten kann. Wahrscheinlich können wohl auch in der Zukunft diese Fragen nur in chemischer Weise entschieden werden. — In keinem einzigen Fall ist es erwiesen, daß ein »Prochromosom« die einzige Anlage eines Chromosoms wäre. Wir haben die erwähnten Verhältnisse möglichst genau bei *Cucurbita* verfolgt, infolge der nicht völlig konstanten Caryosomenzahl bleibt jedoch die Frage auch hier unentschieden. Übrigens mag daran erinnert werden, daß die Caryosomen bei *Vicia* und bei *Cucurbita* sich in morphologischer Hinsicht in der Prophase übereinstimmend verhalten.

Betreffs der Gestalt der Caryosomen sei erwähnt, daß sie durchgehends wie unregelmäßige, am meisten isodiametrische Klumpen aufzutreten pflegen. Wenn das Gerüstwerk locker ist, pflegen sie an der Peripherie des Kernes zu liegen[1]). Eine rein physikalische Vorbedingung für das Hervortreten von besonderen Caryosomen ist wohl entweder ein

[1]) Vgl. S. 242; Zacharias (1895), S. 220; Rosenberg (1909).

sehr lockeres oder ein sehr fein gebautes Gerüstwerk. Sind die Elemente desselben grob und massig, so verschwindet offenbar der morphologische Unterschied zwischen Gerüst und Caryosomen, oder die letzteren treten nur wie »Netzknoten« hervor (Flemming, 1882). Bei unregelmäßiger Verteilung des Caryotins, oder, wenn in einem dichten Gerüstwerk solche mit undeutlichen Umrissen versehenen Körper wie bisweilen in den Kernen von *Allium* (S. 216) vorkommen, kann man wohl ebenfalls von Zwischenbildungen zwischen Gerüst und Caryosomen sprechen.

Beziehungen zwischen Anzahl und Länge der Chromosomen und der Konfiguration des Caryotins im Ruhekern scheinen nicht immer vorfindlich zu sein. Bemerkenswert ist aber, daß Pflanzen mit kurzen Chromosomen häufig wohlausgebildete Caryosomen in den Ruhezuständen und Interphasen zu besitzen scheinen (vgl. [Rosenberg, 1904], *Cucurbita* S. 242, *Drosera* [Rosenberg, 1909], *Mercurialis* [Malte, 1910], *Oenothera* [Geerts, 1909, Gates, 1908, Davis, 1909] u. a.). Jedoch werden in *Vicia*, die mit sehr langen Chromosomen versehen ist, deutliche Caryosomen, obwohl nicht in den kurzen Interphasen, gebildet.

Wie unabhängig die Chromosomenbildung von der speziellen Konfiguration oder der Menge des Caryotins ist, geht auch daraus hervor, daß es Pflanzenarten gibt, die mit außerordentlich caryotinarmen Ruhekernen versehen sind. In den Kernen von *Marsilia* fand Strasburger (1907 b) außer den Nucleolen überhaupt kein färbbares Material. Auch die Kerne von *Cytisus Adami* sind nach Strasburger (1905) außerordentlich arm an färbbarem Material außer den Nucleolen. Ich selbst habe ähnliche sehr caryotinarme Kerne in einer *Cineraria*-Art beobachtet. Auch die Kerne von *Gladiolus* sind sehr caryotinarm (Fig. 28, Taf. XX); dagegen besitzen sie große Nucleolen.

Kerne mit Gerüstwerk, aber ohne Caryosomen, den *Allium*-Kernen ähnlich, haben mehrere Verfasser beschrieben. Strasburger (1880, S. 322; 1888, S. 28) erwähnte schon in seinen älteren Arbeiten solche Kerne. Ähnliche Kerne kommen nach Rosen (1894) bei *Hyacinthus*, nach Grégoire und Wygaerts (1903) bei *Trillium*, nach Rosenberg (1904) bei *Fritillaria*, nach Strasburger (1905, S. 10) bei *Galtonia* und *Funkia* vor. Ich selbst beschrieb solche Kerne bei *Trollius europaeus* (1909, S. 94).

Die feinere Struktur des Gerüstwerks wird aber, wie schon vorher erwähnt, in ziemlich wechselnder Weise beschrieben. Nach unsern Erfahrungen läßt die derzeitige cytologische Methodik keine naturgetreue Fixierung der feinsten Strukturen zu, und daher ist einzelstehenden Angaben weniges Gewicht beizulegen. Ebenso sind wohl die Angaben über

Verbindungen zwischen Caryosomen und längeren Fäden im Gerüstwerk nicht unanfechtbar.

Was die Identifizierung der Caryosomen betrifft, so bereitet wohl dieselbe keine größeren Schwierigkeiten, außer in den Fällen, wo mehrere und kleine Nucleolen zugleich vorhanden sind. Bei höheren Pflanzen ist dies aber fast niemals der Fall. Bei niederen Pflanzen können wohl Verwechslungen unter Umständen nahe liegen. So beschreibt P. Schottländer (1894) bei *Chara* große Klumpen im Gerüst (a. a. O. Fig. 34). Nach Zimmermann (1896, S. 39 und Fig. 15) zerfällt in älteren Kernen von *Chara* der Nucleolus in sehr zahlreiche, verschiedenartig gestaltete Stücke. Sonst pflegt man in zweifelhaften Fällen die Caryosomen daran zu erkennen, daß sie selten Kugelgestalt annehmen. Besonders in tierischen Kernen, die nicht selten mit mehreren Nucleolen versehen zu sein scheinen, hat man sich häufig nur an die Gestalt zu halten, sofern sich nicht Gelegenheit eröffnet, mikrochemische Untersuchungen zu machen. Schon C. Rabl (1885, S. 314) schlug vor, daß man nur »solche Gebilde als Nucleolen bezeichnen sollte, die scharf begrenzt sind, eine kugelige oder nahezu kugelige Form und eine glatte Oberfläche haben«.

Ein näherer Zusammenhang zwischen Entwicklungshöhe des Individuums und Morphologie des Ruhekerns scheint kaum zu herrschen. Jedoch ist zu bemerken, daß Kerne mit deutlichen Caryosomen besonders unter den Dikotylen verbreitet zu sein scheinen, während viele Monokotylen mit Kernen vom *Allium*-Typus versehen sind. Vielleicht hängt dies damit zusammen, daß die erstgenannten mit häufig geringerem Caryotingehalt versehen sind. Überhaupt ist wohl ein mäßiger Caryotingehalt in mechanischer Hinsicht zweckmäßiger als ein großer. Während die pflanzlichen Kerne häufig mit sehr deutlichen Caryosomen ausgerüstet sind, scheinen die Kerne der Tiere zumeist durch ein grobes Gerüstwerk und nicht besonders scharf hervortretende Caryosomen charakterisiert zu sein. Aber auch hier ist die Kernstruktur sehr wechselnd, wie aus der einschlägigen Literatur hervorgeht.

§ 3. Unterschiede zwischen Ruhezustand und Interphase. Entstehungsweise der Caryosomen.

Die charakteristischen und interessanten Unterschiede zwischen typischen Ruhekernen und solchen in Interphase sind vorher nicht eingehend untersucht worden. Man findet nur häufig Angaben über das verschiedene Verhalten von mit Caryosomen versehenen Kernen in typischer Ruhe und in Interphase, indem die Zahl der Caryosomen hier seltener als dort mit der Chromosomenzahl übereinzustimmen pflegt.

Soweit man nach der Literatur beurteilen kann, scheint den von uns beschriebenen Erscheinungen in der Interphase eine generelle Verbreitung zuzukommen. Die Interphase zeichnet sich von dem typischen Ruhestadium teils durch eine gleichmäßigere, obwohl nicht immer feine Verteilung des Caryotins, teils dadurch aus, daß die Caryotinelemente zum Teil einen solchen morphologischen Charakter besitzen, daß man daran ihren morphogenetischen Zusammenhang mit den Teilungszuständen erkennt. Dagegen scheint nur in speziellen Fällen eine direkt nachweisbare Kontinuität der Chromosomen in der Interphase erhalten zu werden. In der Interphase der beiden Reifungsteilungen, die von Grégoire »Interkinese« genannt wird, können die Chromosomen zumeist deutlich unterschieden werden. Dies hängt offenbar mit einer zurückgedrängten Caryotinauflösung und -zerteilung zusammen, die hier wohl einfach mit der kurzen Dauer des intermediären Zustandes zusammenhängt. Wo prinzipiell ähnliche Verhältnisse auch bei den vegetativen Kernteilungen realisiert werden, entstehen ebenfalls Interphasen, worin die Chromosomen in Gestalt von Caryosomen mehr oder weniger vollständig überdauern. Bei *Cucurbita* z. B. ist die Caryotinmenge der Chromosomen so klein, daß die notwendige Auflösung und Zerteilung derselben in der Telophase abgeschwächt wird. Wir sehen hier in den Interphasen zumeist deutliche Caryosomen, die zwar nicht exakt von derselben Zahl wie die Chromosomen sind, jedoch wahrscheinlich in Beziehung zu denselben stehen. Weil die Interphasen der vegetativen Teilung länger dauern müssen als die Interkinese der Reifungsteilung, wo kein ausgesprochenes Wachstum des Kernes oder der Zelle stattfindet, werden wohl niemals so spezielle Verhältnisse wie hier realisiert, obwohl die Interkinese als ein Grenzfall bezeichnet werden kann, an den sich die vegetativen Interphasen bei immer kürzerer Dauer und Verminderung der Caryotinauflösung und -zerteilung nähern. Da offenbar ein Kern mit normalen Funktionen nur eine begrenzte Caryotinmenge enthalten kann, so wird der in der Telophase stattfindende Abbau der Chromosomen bei Organismen mit massigen Chromosomen intensiver als bei solchen mit kleinen Chromosomen. Bei *Vicia* und *Allium* werden also nur in besonders günstigen Fällen Teile der Chromosomen in der Interphase erhalten. Die Caryosomen, die in länger dauernden Interphasen bei *Vicia* beobachtet werden, sind aber sekundäre Bildungen, die nicht in direkter genetischer Beziehung zu den Telophasechromosomen zu stehen scheinen. Maßgebend für die Entstehung von deutlichen und mit der Chromosomenzahl approximativ übereinstimmenden Caryosomen in kurzen Interphasen scheint außer den oben genannten Faktoren auch die

Gestalt der Chromosomen zu sein. Kurze Chromosomen geben offenbar bei der Caryotinzerstreuung leichter zu bestimmt lokalisierten Caryosomen Ursprung wie lange Chromosomen, bei deren Auflösung das Caryotin mehr zerstreut wird.

Die Caryosomen können somit in zweierlei Weise entstehen. Entweder machen sie überdauernde Chromosomen oder Chromosomenteile aus oder auch entstehen sie sekundär, durch nachträgliches Lokalisieren des Caryotins. Die erste Entstehungsweise kommt in reiner Ausbildung bei Organismen mit wenigen und kleinen Chromosomen vor (*Cucurbita*) und sie stellt einen Grenzfall vor, der erst bei ganz speziellen Bedingungen zu wirklich überdauernden Chromosomen führen kann. In den vegetativen Meristemen von *Cucurbita* und Pflanzen mit ähnlichen Kernverhältnissen, die somit für die genannte Entstehungsweise von Caryosomen besonders günstig beschaffen sind, wird wohl dieser Grenzfall niemals völlig erreicht. Wir erinnern uns, daß die Caryosomenzahl bei *Cucurbita* in den Interphasen mehr wechselnd und meistens größer als die Chromosomenzahl ist. Nur bei so kurzer Dauer der Interphase wie in der Interkinese der Reifungsteilungen kann der Grenzfall völlig realisiert werden. Einen ähnlichen Fall haben wir wohl in den Spermatozoiden des Lebermooses *Monoclea* vor uns, wo nach Duncan S. Johnson[1]) die Chromosomen noch völlig unterscheidbar sind.

Die zweite Entstehungsweise der Caryosomen finden wir exemplifiziert bei *Vicia faba* und bei allen andern Pflanzen, die erst in den typischen Ruhekernen oder in den wenigstens lang dauernden Interphasen deutliche Caryosomen aufweisen.

In der Realität kommen wohl häufig diese beiden Bildungsweisen der Caryosomen zusammen vor. Am meisten dürfte es eintreffen, daß in der Telophase bei dem Zerfall der Chromosomen eine größere Anzahl kleiner Caryosomen entstehen, die in dem Ruhestadium entweder noch mehr zerkleinert werden und das Gerüst bilden oder zusammengehen und die großen Caryosomen des typischen Ruherkerns werden.

§ 4. Die Bedeutung der Caryosomen.

Diese Genese der Caryosomen und der Umstand, daß sie dabei bisweilen in der Chromosomenzahl auftreten oder wenigstens um diese Zahl als Mittel variieren, deutet, scheint mir, darauf hin, daß diejenigen Faktoren, die die Bildung einer gewissen Anzahl Chromosomen bestimmen, nicht immer in den Ruhekernen latent bleiben. Allerdings handelt es

[1]) Zitiert nach Strasburger, Progressus rei botanicae, Bd. I, 1906, S. 131.

sich bei deren Hervortreten in den Ruhekernen um eine »Luxuserscheinung«, denn — wie wir vorher erwähnt haben — hat die Bildung chromosomenzähliger Caryosomen keine Bedeutung für die Mechanik der Chromosomenbildung. Um eine Parallele zu ziehen, so erinnert die Erscheinung der chromosomenzähligen Caryosomen an das vorher erwähnte Auftreten eines Spirems in ruhenden Kernen von *Chironomus*. Auch hier hat diese eigentümliche Aktivierung einer für die Caryokinese charakteristischen Erscheinung in völligem Ruhezustand nichts mit einer Teilung des Kernes oder der Ausbildung von sich teilenden Chromosomen zu tun. Weshalb Erscheinungen, die für die Caryokinese allein ausgebildet zu sein scheinen, auch in der Ruhe realisiert werden, kann allerdings zurzeit nicht gesagt werden. Wir können nur soviel aus diesen »Luxuserscheinungen« lehren, daß sie in wesentlichen und in gewisser Meinung generellen Verhältnissen in der Kernorganisation begründet sind.

Man hat jüngst den chromosomenzähligen Caryosomen noch besondere morphologische und physiologische Besonderheiten zulegen wollen (siehe Rosenberg, 1909). Nach Rosenberg sollen sie immer an der Kernmembran liegen und unter Umständen durch feine Fäden mit dem inneren Kerngerüst verbunden sein. Er faßt sie daher als eine Art Vermittler zwischen den Stoffwechselvorgängen im Plasma und im Kern auf. Was den letzteren Punkt anbetrifft, so ist er ganz hypothetisch, obwohl man ihn nicht gerade unwahrscheinlich heißen kann. Die Beobachtungen Rosenbergs dürften ganz richtig sein. Ich kann aber nicht finden, daß die Lage an der Kernmembran ein besonderes Charakteristikum der chromosomenzähligen Caryosomen wäre. Meine Beobachtungen gehen in der Richtung, daß in typischen, d. h. älteren Ruhekernen eine periphere Lage der Caryosomen im allgemeinen eingenommen wird (vgl. S. 227, 242), obwohl dies kaum als ausnahmslose Regel gelten kann. Besonders scheint diese Lage dann eingenommen zu werden, wenn die Caryosomen von sehr wenig Kerngerüst umgeben sind — wie dies eben häufig mit den chromosomenzähligen Caryosomen der Fall ist. Anderseits liegen in den etwas kürzeren Interphasen von *Cucurbita* die häufig chromosomenzähligen Caryosomen im Kernraum ziemlich harmonisch verteilt. Die periphere Lage der Caryosomen kann folglich von ganz allgemeinen stofflichen Beziehungen zwischen Plasma und Caryotin in den ausgewachsenen und alternden Zellen abhängen. Eine periphere Lage des Caryotins beobachtet man z. B. auch in der Diakinese der Reifungsteilungen. — Über die von Rosenberg beobachteten fadenartigen Fortsätze der Caryosomen in den Kernraum hinein läßt sich ein bestimmtes Urteil schwieriger fällen. Es ist ja nicht ganz ausgeschlossen, daß es

sich hier um Fixierungsartefakte handelt. Anderseits werden ähnliche Erscheinungen in der Diakinese beobachtet (Rosenberg, 1909, S. 24; Lundegårdh, 1909, S. 115; Friesendahl, 1912, S. 18), so daß es sich vielleicht um ganz besondere Zustandsformen des Caryotins handelt. Jedenfalls sind aber die Fadenfortsätze kein allgemeines Charakteristikum der chromosomenzähligen, geschweige denn der an der Kernoberfläche belegenen Caryosomen (vgl. S. 227 und Fig. 14*a*. Taf. XVII).

Kap. V. Die Chromosomenbildung.

§ 1. Allgemeines.

Die Verfolgung des detaillierten Verlaufs der morphogenetischen Verwandlungen des Caryotins, die zu der Entstehung der Chromosomen führen, begegnet großen Schwierigkeiten. Besonders gilt dies für die anfänglichen Veränderungen, die ersten Schritte bei dieser Lokalisation des Caryotins. Wie aus unsern eignen Untersuchungen hervorgeht, ist die Methodik noch zu mangelhaft, als daß man die feinsten Strukturveränderungen in der Prophase verfolgen könnte.

Eine genaue Untersuchung lebender Objekte und vergleichender Untersuchungen fixierten Materials hat uns zu der Auffassung geführt, daß das allgemeine Merkmal der morphologischen Strukturumwandlungen in der Prophase eine Vergröberung der Caryotinelemente und eine gleichzeitige Lokalisation des Caryotins ist. Die Vergröberung der Struktur kommt durch Verschmelzen der in dem Ruhezustand oder in der Interphase vorhandenen, das Gerüst aufbauenden kleinen Tropfen oder andersartig geformten Caryotinelemente zustande. Die Lokalisation besteht darin, daß die Verschmelzung der Caryotinteilchen nicht überall gleichmäßig erfolgt, sondern es treten Züge hervor, wo die Substanz mit Vorliebe zusammengezogen wird, während die dazwischenliegenden Partien caryotinärmer werden. Diese »Züge« von Caryotin sind die Spirembänder, die durch immer fortschreitendes Zusammenziehen oder Zusammengehen der Substanz zu den glatten massigen Chromosomen entwickelt werden.

Diese allgemeine Charakteristik des Chromosomenbildungsvorgangs berührt nur das Hauptsächliche dabei. Studiert man den Vorgang näher, so findet man individuelle Verschiedenheiten bei verschiedenen Arten und außerdem mehrere wichtige Einzelheiten. Die Detailanalyse lehrt namentlich, daß die Spirembänder und Chromosomen nicht einfach wie durch lokalisiertes Verschmelzen von Tröpfchen und Einziehen von Anastomosen entstehende Cylinder oder Schläuche aufzufassen sind. Es zeigt

sich vielmehr, daß die Chromosomen schon früh längsgespalten sind, ja, daß sie wenigstens zum Teil von Anfang an doppelt angelegt werden. Die Caryotinelemente, die verschmelzen und diejenigen, die bei der Verschmelzung zunächst entstehen, besitzen daher einen besonderen Charakter.

Die individuellen Variationen bei der Chromosomenbildung bestehen aber darin, daß diese Caryotinelemente eine wechselnde Form haben können, was macht, daß die Chromosomen niemals in völlig übereinstimmender Weise entstehen. Die Variationen werden außer von so allgemeinen Verhältnissen, wie die Menge des Caryotins, namentlich von dem morphologischen Zustand des Kernes beim Eintritt in die Prophase bedingt. Die Variationen betreffen entweder verschiedene Kernarten oder hängen mit Zahl und Gestalt der Chromosomen zusammen oder es treten Variationen schon zwischen verschiedenen Zellen und Zellarten desselben Individuums ein. Die Chromosomenbildung verläuft nicht genau übereinstimmend bei *Allium*, *Vicia* und *Cucurbita*, und besonders bei *Vicia* zeigten sich dazu beträchtliche Variationen der Chromosomenbildung zwischen Zellen, die in verschieden geschwinder Teilung begriffen waren (S. 253).

Bei allen diesen Variationen des Detailverlaufs der Chromosomenbildung geht dieselbe, wie wir es soeben beschrieben haben, immer in wesentlich derselben Weise vonstatten.

Der generelle Typus der Chromosomenbildung wurde aber nicht immer übereinstimmend aufgefaßt. Dies scheint zumeist damit zusammenzuhängen, daß die Autoren entweder einzelne Befunde generalisiert oder Bilder, die durch spezielle Fixierung (Färbung) erhalten wurden, für naturgetreu gehalten haben.

Diejenigen Forscher, die sich zuerst mit dem Studium der prophasischen Vorgänge beschäftigt haben und nicht zu sehr in die Details gingen, haben jedoch zumeist eine ziemlich zutreffende Beschreibung derselben gegeben.

Flemming (1882, S. 201) macht folgende Beschreibung der Bildung der Kernfäden bei Wirbeltieren: »Die chromatinhaltige Substanz des Kernes ordnet sich langsam zu einem Fadenknäuel, mit etwa gleichen Windungsabständen, um, indem in dem unregelmäßig geformten Stranggerüst des ruhenden Kernes die dünneren Fadenstrecken sich allmählich verdicken . . .«

Strasburger (1880, S. 323) äußert sich folgendermaßen über die Vorgänge in der Prophase: »Im allgemeinen wird der Kerninhalt grobkörnig. Hierauf verschmelzen die Körner miteinander zu kürzeren oder längeren, hin und her gekrümmten Fäden«.

Unter späteren Forschern hat van Wisselingh (1899, S. 163; vgl. auch Sijpkens, 1904) die Vorgänge bei der Chromosomenbildung in einer Weise beschrieben, die sich gut mit unserm generellen Schema deckt. »Ein Teil der feinen Fädchen, welche die Klümpchen und Körner miteinander verbinden, zieht sich zusammen. Demzufolge nähern sich die Klümpchen und Körner einander und schließlich sind sie nicht mehr zu unterscheiden. So entstehen die Kernfäden«.

Grégoire (1903, 1906; vgl. auch Kap. II, Abschn. 1), der nebst seinen Schülern (Martins Mano, 1904; Kowalski, 1904) die Chromosomenbildung sehr genau untersucht hat, kommt zu der Auffassung, daß die Chromosomen ursprünglich durch lokale Konzentration der Gerüstwerksubstanz entstehen.

Auch mehrere andre Forscher, die die Chromosomenbildung verfolgt haben, beschreiben sie in einer Weise, die sich mit unserm Schema vereinen läßt, man muß dabei aber zuerst von Auffassungen absehen, die entweder durch unrichtige theoretische Vorstellungen oder dadurch entstanden sind, daß man nur in bestimmter Weise behandeltes Material benutzt hat. Ich nenne hier z. B. Heuser (1884), Rosen (1894, S. 253), Hof (1898, S. 168); zoologischerseits Rabl (1885) u. a.

Aus unsern eignen Untersuchungen geht hervor, daß die von sehr vielen Forschern gemachten Angaben über »Chromatinkörner« und »Liningerüst« im Ruhekern nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen übereinstimmen, sondern daß diese Angaben durch fehlerhafte Methodik entstanden sind. In fixierten Präparaten bekommt man zwar nicht selten Bilder von Ruhekernen mit einem schwach gefärbten Gerüst und zerstreuten, stark gefärbten Körnern zu sehen, eine kritische Untersuchung lehrt aber, daß diese Bilder jedenfalls höchst unzuverlässig sind, und daß man an lebendem Material nur ein optisch einheitliches Caryotin sieht (vgl. S. 219 und 1912b, S. 270).

Aus denselben Gründen muß man die häufigen Angaben über die Bildung der Chromosomen durch ein Zusammengehen von »Chromatinkörnern«, während diese durch »Linin«-Massen zusammengehalten würden, als wenig zuverlässig betrachten. Kritisch geführte Untersuchungen erlauben nur eine Vorstellung von der Chromosomenbildung, wie sie oben erwähnt wurde, also unter der Annahme eines physikalisch einheitlichen Caryotins. Die sorgfältigen Untersuchungen Grégoires haben ja ebenfalls zu dem Ergebnis geführt, daß man auch in fixierten Präparaten Bilder bekommt, die sich nicht mit der Annahme von »Chromatin«-körnern und »Linin«-elementen vereinigen lassen, und ganz dasselbe geht aus unsern in Kap. II erwähnten Untersuchungen hervor. Die

Frage nach einer eventuellen chemischen Heterogenität des Caryotins muß betreffs des Prophase ebensowohl wie bei dem Ruhekern noch offen gelassen werden (vgl. 1912 b S. 270).

Die aus fehlerhafter oder unvollkommener Methodik entstandene Auffassung über den Aufbau von Ruhekern und Spirem aus »Chromatin« und »Linin« wurde besonders von STRASBURGER (1888) verfochten. STRASBURGER (1905, S. 13) hat mit dieser Auffassung auch theoretische Annahmen verknüpft, indem er die kleinen Klumpen durch Vereinigung von »Pangenen« entstandene »Pangenosomen« nennt.

Mit besonderen Vorstellungen, und zwar von mechanischer Art, ist die übrigens ziemlich zutreffende Beschreibung RABLS (1885, S. 225) über die Herausdifferenzierung der Kernfäden gemengt. Die von ihm und andern beobachteten unregelmäßig gezackten Umrisse der jungen Kernfäden scheinen RABL von großer Wichtigkeit zu sein, indem es dadurch den Anschein gewinnt, »als ströme das Chromatin von allen Seiten her aus zarten vorgebildeten Bahnen zusammen, um schließlich den gröberen Fäden des Knäuels den Ursprung zu geben«. Diese Auffassung, die späterhin von BOVERI (1888, 1904) aufgenommen wurde, wurde neuerdings u. a. von GRÉGOIRE (1906) kritisiert. —

Ursprünglich war man der Auffassung, daß in der Prophase ein kontinuierlicher Spiremfaden angelegt würde, der sich späterhin in eine gewisse Anzahl Segmente zerteilte. FLEMMING (1882), STRASBURGER (1880, 1882, 1884), RETZIUS (1881), GUIGNARD (1885), HEUSER (1884) treten für ein anfangs kontinuierliches Spirem ein. RABL (1885), der diesen Verhältnissen eine nähere Untersuchung widmete, fand, daß die Schleifen schon sehr früh frei waren. Im Knäuelstadium zählte er die Anzahl der Segmente und fand sie konstant und mit der Zahl der Metaphasechromosomen übereinstimmend. Später fand auch STRASBURGER (1888), daß bei vielen Pflanzen der Knäuel schon früh segmentiert ist, und in neuerer Zeit sind mehrere Forscher, vor allem GRÉGOIRE (1906) und seine Schüler, für das diskontinuierliche Spirem eingetreten. Daß die Frage häufig nicht leicht zu entscheiden ist, lehren unsre eignen Untersuchungen im Vergleich mit den Angaben von LAWDOWSKI, HOF, NĚMEC, MERRIMAN, HOTTES (Kap. II). Diese Forscher fanden ein kontinuierliches Spirem bei *Allium* und *Vicia*, während aus unsern eignen Untersuchungen unzweifelhaft hervorgeht, daß die Chromosomen schon früh frei in der Kernhöhlung liegen. Immerhin ist es sehr schwierig, sicher zu entscheiden, ob die Chromosomen schon von Anfang an getrennt angelegt werden. Denn die zahlreichen Anastomosen machen es in früheren Prophasestadien nicht möglich, das Vorhandensein freier Enden

zu behaupten, während doch immer ein beträchtlicher Gegensatz zwischen getrennter Ausdifferenzierung und der Ausdifferenzierung eines zusammenhängenden Fadens besteht. Nach Verschiedenem zu urteilen scheint die Vorstellung von einer getrennten Ausdifferenzierung der Chromosomen aus dem Gerüstwerk am wahrscheinlichsten zu sein. Sowohl die Lage der Chromosomen wie die Art der Verbindungen zwischen ihnen geben den Eindruck, daß es sich um eine primäre Lokalisation des Caryotins an einer Anzahl Stellen handelt. In speziellen Fällen, wie bei *Cucurbita*, wo Caryosomen regelmäßig in der Interphase vorkommen, bleibt kein Zweifel über die Art des Vorganges übrig. Wo Caryosomen, wie bei *Allium*, fehlen, wird das Urteil zwar schwieriger, Grégoires und meine Untersuchungen deuten aber auch hier auf eine getrennte Aussonderung der Chromosomen hin.

Eine Zählung der sich ausbildenden Chromosomen kann nur mit Sicherheit ausgeführt werden, wenn die Anastomosen größtenteils verschwunden sind. Denn in früheren Stadien können solche Endverklebungen hervorgerufen oder vorgetäuscht werden. Überhaupt zeigt sich bei gewissen Pflanzen eine Neigung zu endweiser Verklebung der Chromosomen im Spirem. Es kann aber nicht sicher konstatiert werden, in welchem Grade hier durch die Fixierung hervorgerufene abnorme Verklebungen mit hineinspielen. Bei *Vicia* wurden daher die Zählungen der Spiremschlingen etwas unsicher, obwohl es den Eindruck gewinnt, daß Verklebungen im Spiremstadium nicht häufiger als später während der Umordnung in der Metaphase vorkommen. Bei gewissen andern Pflanzen scheint die Endverklebung der Chromosomen noch ausgeprägter als bei *Vicia* zu sein. Besonders in der Reduktionsteilung findet Kettenbildung häufig statt. Da solche Verhältnisse schon in späteren Stadien die Zählungen unsicher machen können, kann es im allgemeinen nicht erwartet werden, daß schon in der frühen Prophase sichere Ergebnisse erhalten werden können. Rabls Angabe, daß »anfangs eine geringere Anzahl von Fäden vorhanden war und erst allmählich durch weitere Quersegmentierung größerer Fadenstücke deren 24 (Objekt: *Salamandra*) entstanden sind«, kann also als mit den tatsächlichen Verhältnissen kaum übereinstimmend betrachtet werden (vgl. 1912d).

Was die individuellen Variationen bei der Chromosomenbildung anbetrifft, so haben wir oben erwähnt, daß diese hauptsächlich mit dem wechselnden morphologischen Charakter der Ruhekerne und der Interphasen zusammenhängen. In dem vorhergehenden Kapitel erwähnten wir ausführlich, welche Typen hier vorkommen können.

In den weitaus meisten Fällen ist das Caryotin in der Interphase so

lokalisiert, daß man bei der Entstehung einer bestimmten Anzahl Chromosomenschlingen besondere Faktoren voraussetzen muß, die über die topographischen Verhältnisse bei der Konzentration oder Zusammenziehung des Caryotins entscheiden. Nur in besonderen Fällen, die wir in Kap. IV als Grenzfälle bezeichnet haben, weist das Caryotin schon in der Interphase eine solche Lokalisation auf, daß nur Substanzvermehrung und Gestaltveränderungen nötig sind, um die Chromosomen auszubilden. Diese Grenzfälle scheinen nur in der Interkinese der Reifungsteilungen völlig realisiert zu sein. In den vegetativen Interphasen ist das Caryotin weniger ausgeprägt als im Spiremstadium lokalisiert, jedoch kann die Prälokalisation sehr verschieden ausgebildet sein.

Dabei kann man teils gewisse Typen unterscheiden, die durch die den ganzen morphologischen Entwicklungscyklus des Caryotins zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen bestimmenden inneren Faktoren bedingt sind. Solche Typen findet man z. B. bei *Cucurbita*, *Vicia*, *Allium*, und der Grad der Prälokalisation des Caryotins nimmt in dieser Reihe ab. In *Cucurbita* hatten fast alle Interphasen in einem sehr lockeren Gerüst eingebettete Caryosomen in einer Anzahl, die nicht viel größer als die Chromosomenzahl ist. In *Vicia* war die Caryosomenzahl viel schwankender und das Gerüst bedeutend dichter. In *Allium* endlich waren Caryosomen wenigstens keine regelmäßigen Vorkommnisse, während fast alles Caryotin in dem Gerüst gesammelt war.

Teils zeigen sich individuelle Variationen in ein und derselben Pflanze, indem in den kurzen Interphasen die Lokalisation weniger ausgeprägt als in den längeren zu sein pflegt. Die sehr kurzen Interphasen enthalten aber nicht selten Überbleibsel der Chromosomen (vgl. *Allium*, *Vicia*), die für die prophasischen Lokalisationsvorgänge nützlich sein können.

Allen diesen Verschiedenheiten und Variationen bei der Prälokalisation des Caryotins kann keine prinzipielle Bedeutung für die Mechanik der Chromosomenbildung zugeschrieben werden, denn die Mechanik der Kernteilungsvorgänge ist für alle höheren Pflanzen dieselbe, aber offenbar sind sie insofern von Bedeutung, daß sie unter Umständen die prophasischen Lokalisationsvorgänge erleichtern oder beschleunigen können. Jedenfalls kann man beobachten, daß schon vorhandene Caryotinansammlungen (Caryosomen und Überbleibsel von Telophasechromosomen) bei der Chromosomenbildung ausgenutzt werden. Unsre Kenntnisse über die Vorgänge sind zwar noch lückenhaft und namentlich läßt sich nicht sagen, in welchem Grade die Chromosomenbildung durch solche Prälokalisation erleichtert oder beschleunigt wird, nach den morphologischen Er-

scheinungen zu urteilen scheint sie aber dabei nicht ganz ohne Bedeutung zu sein. Bei der nur sekundären Bedeutung dieser Prälokalisation kann es aber nicht überraschen, daß, wo Caryosomen vorhanden sind, Chromosomen auch im Gerüst angelegt werden können[1]), oder daß die Chromosomenbildung nicht durch das Vorhandensein einer Anzahl Caryosomen, die kleiner als die Chromosomenzahl ist, gestört wird[2]).

Die detaillierten Strukturvorgänge bei der Lokalisation des Caryotins in eine bestimmte Anzahl Chromosomenschlingen werden selbstverständlich, den genannten Variationen und typischen Verschiedenheiten entsprechend, wechselnd. Dies kann auch zum Teil direkt nachgewiesen werden, unsre Methodik erlaubt aber dabei nicht eine so scharfe Analyse, daß wir einzelne Varianten genau beschreiben oder einen Aufschluß darüber bekommen können, ob das Caryotin physikalisch oder chemisch heterogen ist und welchen Anteil seine verschiedenen Komponenten an dem Chromosomenbau nehmen.

Dagegen gelingt die Detailanalyse in morphologischer Beziehung in solchem Grade, daß wir Aufschlüsse über die wichtige Frage der prophasischen Längsspaltung der Chromosomen bekommen können.

§ 2. Die prophasische Längsspaltung.

Gemäß den bei der Detailanalyse der Kernstrukturen einsetzenden methodischen und andern Schwierigkeiten und in Übereinstimmung mit der verschiedenen Bedeutung, die man dem Zeitpunkt des Auftretens der Längsspaltung zugeschrieben hat, sind die in der Literatur vorfindlichen Angaben über dieselbe sehr wechselnd.

Im Beginn der cytomorphologischen Forschung, da die Fixierungsmethoden noch sehr mangelhaft waren, so daß sogar die Chromosomen beträchtlich entstellt wurden, beobachtete man keine Teilung derselben der Länge nach, sondern sprach einfach von einer Teilung der Kern-(Äquatorial-)Platte. Strasburger (1880, S. 331) beschreibt den Vorgang in folgender Weise: »Elemente, welche in der Äquatorialebene liegen, oder dieselbe durchsetzen, erfahren eine Teilung. Bei Körnern, Stäben und Stäbchen geschieht dies einfach durch Einschnürung.« Erst Flemming (1879) gelang es, die Längsspaltung der Chromosomen bei Tieren und Pflanzen (Flemming, 1880) zur Darstellung zu bringen. 1882 erwähnt Flemming, daß die »sonderbare Längsspaltung der chromatischen Fäden«

---

[1]) Vgl. Němec, 1910, S. 387.

[2]) Vgl. die Verhältnisse bei *Vicia*, Kap. II, Abschn. 2; Strasburger (Histol. Beitr. VII, 1909, S. 53) fand in *Wikstroemia indica* immer eine geringere Anzahl Caryosomen als die theoretisch vorauszusetzende Chromosomenzahl.

schon in der Knäuelform (1882, S. 215; vgl. auch 1880, S. 213 und 1881, S. 67) auftritt.

Nachdem die Doppelkeit der Chromosomen in der Metaphase fest begründete Tatsache war, schwankten noch sehr die Angaben über den Zeitpunkt des ersten Auftretens der Längsspaltung. Die Untersuchungen der sorgfältigsten Cytomorphologen ergaben aber, daß dieser Zeitpunkt wenigstens sehr früh in die Prophase verlegt ist. Zoologischerseits wurde die sehr frühzeitige Längsspaltung zuerst von Flemming (1891, S. 737) beschrieben und abgebildet. Er betont, daß »die erste Spaltung in den Knäueln schon in einem viel früheren Stadium erfolgt, als viele Untersucher anzunehmen scheinen«. Botanischerseits wurde die frühzeitige Längsspaltung namentlich von Grégoire (1906; vgl. Kap. II, § 3) nachgewiesen. Wir konnten (S. 248) die Befunde Grégoires bestätigen und zugleich erweitern, indem wir auch die frühzeitige Längsspaltung der Chromosomen bei *Vicia faba* nachwiesen und den Zeitpunkt noch weiter zurückgeschoben fanden.

Daß andre Forscher die frühzeitige Längsspaltung nicht gesehen haben, kann zum Teil damit zusammenhängen, daß der Zeitpunkt keine ganz bestimmte ist, und daß verschiedene Kerntypen sich hierbei in verschiedener Weise verhalten (bei *Cucurbita* konnten wir die frühzeitige Längsspaltung im allgemeinen nicht nachweisen; vgl. auch unten); es scheint mir aber zumeist darauf zu beruhen, daß die Methodik der genannten Forscher häufig mangelhaft war. Bei *Allium* und *Vicia* konnten wir dies schlagend demonstrieren, indem mehrere der Forscher, die diese Objekte benutzten, die Längsspaltung nicht gesehen haben. Wir wiesen auch direkt nach, daß das Konservieren der Längsspaltung in verschiedenen Fixierungsmitteln in verschiedenem Grade gelingt und daß auch Färbungsverhältnisse bei dem Sichtbarwerden derselben eine große Rolle spielen (vgl. S. 252 und 1912b, S. 260).

Daß die Fixierung eine große Rolle für den Nachweis der Längsspaltung spielt, wurde schon von Flemming nachgewiesen. Bereits 1882, (S. 215) erwähnt dieser Forscher, daß »namentlich Essigsäure, Chromosmiumessigsäure und Alkohol, aber in geringerem Maße auch die übrigen Reagentien, die benachbarten Doppelfäden künstlich zur Verschmelzung bringen können«. Später (1891, S. 745) äußert er sich über den Gegenstand folgendermaßen. »Man mache sich vom gleichen Objekt — etwa Salamanderepithel, das reich an Mitosen ist — eine Reihe von Präparaten mit halbprozentiger Chromsäure, eine mit konz. Pikrinsäure, eine dritte mit meinem Gemisch, eine vierte mit Hermannscher Lösung, eine fünfte mit Chromessigsäure oder Methylgrünessigsäure. An den

Chromsäurepräparaten wird man bei günstiger Wirkung . . . sämtliche Knäuel . . . in Längsspaltung finden; an mißlungenen dagegen keinen einzigen. An letzteren ist auch an den Sternformen meistens keine Spaltung zu finden, wie sie an gelungenen hier überall schon bei 300facher Vergrößerung zu sehen ist. Die Chromsäure stellt an den gelungenen Präparaten die Spalthälften sehr schlank und dünn dar, als wären sie etwas geschrumpft. — Ähnlich ist es an den Pikrinpräparaten und denen mit Chromosmiumessigsäure; namentlich an letzteren werden die Spalthälften in den früheren Knäuelformen fast durchweg getrennt erhalten, nur sind sie hier dicker, als bei Chromsäurewirkung. — Bei Behandlung mit Hermannscher Lösung (die stark essigsäurehaltig ist), sowie Chromessigsäure und Methylgrünessigsäure, findet man dagegen die chromatischen Fäden überhaupt sehr dick und die Spaltung in den Knäuelformen, auch den späteren, schwer erkennbar«. Wie man sieht, stimmen meine in Kap. II mitgeteilten Befunde über die Wirkung der Hermannschen Lösung im Vergleich zu der Flemmingschen gut mit den zitierten Ergebnissen Flemmings überein.

Mit ungeeigneter Fixierung oder Färbung dürfte es also zusammenhängen, daß die meisten Forscher die frühzeitige Längsspaltung übersehen haben, und daß man in der Literatur keine Angaben findet, die in derselben Richtung wie unsre Befunde über längsgespaltene Caryosomen sprechen. Überhaupt kann ich in der Literatur keine zuverlässigen Angaben über einen so verbreiteten Doppelbau der sich anlegenden Chromosomen und der in den kurzen Interphasen überdauernden Elemente, wie wir es gefunden haben, finden.

Eine Längsspaltung der Caryosomen typischer Ruhekerne wurde von Rosenberg (1904, S. 259 und Fig. 7) in den Kernen des Embryoträgers von *Capsella* beschrieben. Von uns wurden längsgespaltene Caryosomen in den typischen Ruhekernen von *Vicia* und *Cucurbita* mehrfach erwähnt und abgebildet (S. 228, 230, 243). Daß es sich hier um wirkliche Längsspaltungen und nicht etwa um Paarungen handelt, wurde in Kap. II gezeigt.

Ebenso sicher real sind die beobachteten Längsspaltungen der Interphasecaryosomen bei *Vicia*, denn man sieht, wie sie in genetischer Beziehung zu der prophasischen Längsspaltung stehen.

Die sich anlegenden Chromosomen sind — nach unsern Untersuchungen an *Allium cepa* und *Vicia faba* — schon von Anfang an dualistisch gebaut. Zwar ist dieser Aufbau selten so deutlich, daß man von »parallelen Fäden« reden kann. Denn dies wäre schon bei der oben geschilderten Entstehungsweise der Chromosomen eine Unmöglichkeit. Daß man aber im allgemeinen nicht berechtigt ist, die beobachtete Längs-

spaltung für eine centrale Aushöhlung oder Vacuolisation zu halten, wurde an mehreren Stellen in Kap. II hervorgehoben.

Diese Tatsache, daß schon in der frühen Prophase, wo zumeist alles Caryotin in sehr feiner Verteilung vorkommt, die noch sehr lockeren Chromosomenteile doppelt gebaut sind, spricht sehr dafür, daß die Längsspaltung der Metaphasechromosomen nicht das Resultat einer einfachen Zweiteilung des schon lokalisierten Chromosomenmaterials ist, sondern daß der Lokalisationsvorgang selbst eine dualistische Anhäufung des Materials zuwegebringt. Die Chromosomen dürften mit andern Worten nicht wie gleichmäßig schwammartige Bänder, sondern wie anastomosierende Doppelfäden angelegt werden, die ihre Integrität durch die ganze Prophase wahren, nicht etwa später verschmelzen, wie es Bonnevie annimmt (vgl. S. 253).

Daß dieses dualistische Bildungsprinzip der Chromosomen in der Organisation fest begründet ist, geht daraus hervor, daß man die Längsspalte sowohl nach kürzeren wie nach längeren Interphasen erblickt. Sie ist mit andern Worten ziemlich unabhängig von der Prälokalisation des Caryotins (vgl. Kap. VII).

Doch sind die bisherigen Untersuchungen allzu spärlich, daß man als mit Sicherheit immer eine doppelte Anlegung der Chromosomen in der vegetativen Teilung höherer Pflanzen behaupten könnte. Die mangelhafte Methodik erlaubt uns auch nicht, in den speziellen Fällen, die wir zur Untersuchung gewählt haben, sicher zu entscheiden, ob nicht zugleich eine wirkliche Längsspaltung namentlich größerer präformierter Caryotinansammlungen, wie die Caryosomen, stattfinden kann. Es scheint mir wahrscheinlich, daß in Betracht der großen individuellen Schwankungen in den Anfangsstadien der Chromosomenbildung, die wir oben erwähnt haben, der dualistische Aufbau der Chromosomen nicht an bestimmten Formen oder Phasen gebunden wird, sondern daß er in chemisch-physikalischen Verhältnissen fußt, die auch bei variierender Morphe bestehen können. Daß also die Faktoren, die den Doppelbau bedingen, so fest in der Organisation des Kernes begründet sind, daß sie sowohl einen doppelten Bau der sich herausdifferenzierenden Chromosomenteile wie eine Spaltung präformierter Elemente (Caryosomen) bewirken dürften (vgl. Kap. VII).

In den typischen Ruhezuständen oder langen Interphasen des *Cucurbita*-Typus, wo eine Anzahl Caryosomen vorhanden ist, die approximativ mit der Chromosomenzahl übereinstimmt und wo die Caryosomen bei der Chromosomenbildung in die Chromosomen aufgehen, muß wohl größtenteils eine Spaltung ihrer Substanz stattfinden, denn nicht alle

und meistens nur eine geringere Anzahl von ihnen waren schon vorher längsgespalten. Ebenso dürfte es in andern Fällen sein, wo beliebige kleine Caryotinmassen in die Chromosomen aufgenommen werden.

In den kurzen Interphasen herrscht zum Teil eine dualistische Anordnung der Substanz eines Teiles der Chromosomen, die schon in der vorhergehenden Meta- oder Anaphase geschaffen wurde, und diese präexistierende dualistische Anordnung kommt bei der Anlage der neuen Chromosomen zu direkter Verwendung.

In den Ruhekernen oder längeren Interphasen der Kerne vom *Allium*-Typus, wo die Chromosomen durch lokalisierte Zusammenziehungen des Gerüstes entstehen, ordnen sich schon von Anfang an die Caryotinteilchen in doppelten Reihen. Es läßt sich aber nicht konstatieren, ob die erste Anlage dieser Anordnung durch Spaltung der kleinen Gerüstwerkselemente oder durch Juxtaposition derselben zustandekommt. In Fällen, wo die Bildung eines Chromosoms von einem gespaltenen Caryosom ausgeht, ordnen sich die Elemente des Gerüstes ebenfalls dualistisch. Es erscheint mir daher wahrscheinlich, daß es sich um eine wahre Juxtaposition kleiner Elemente des Caryotins handelt.

Wir wollen erst im Kap. VII die sich aus diesen Tatsachen und Wahrscheinlichkeiten ergebenden theoretischen Folgerungen schildern. Es verdient jedoch schon hier bemerkt zu werden, daß hinsichtlich der vegetativen Teilung keine wesentliche Verschiedenheit zwischen dem Ergebnis einer Juxtaposition oder einer primären Spaltung der kleinen Gerüstwerks- und Chromosomenelemente bestehen dürfte. Denn die Längshälften eines Chromosoms in vegetativer Teilung sind ja ganz gleichwertig.

Daher erscheint es mir zum Hervorbringen einer haltbaren Auffassung der Genese der Prophasenspalte nicht notwendig, anzunehmen, daß auch in typischen Ruhekernen ein dualistischer Aufbau in obiger Meinung herrsche. Besonders die oben erwähnte Entwicklung der Chromosomen aus den Caryosomen beim *Cucurbita*-Typus scheint wenigstens in der Richtung zu sprechen, daß auch eine Spaltung präformierter Elemente eintreten kann. Allerdings weisen die nicht selten zu beobachtenden längsgespaltenen Caryosomen in typischen Ruhekernen auf die Generalität derjenigen Faktoren hin, die den dualistischen Aufbau der Chromosomen bedingen.

Im Hinblick auf die Verbreitung der telophasischen Längsspaltung der Chromosomen und die Tatsache, daß bei kurzen Interphasen, wie wir es in *Allium* und *Vicia* nachgewiesen haben, eine Kontinuität zwischen denselben und der prophasischen Spalte besteht, könnte man behaupten, daß auch in längeren Interphasen die entstandene dualistische Anhäufung

des Caryotins jedes Chromosoms erhalten würde, obwohl wir sie nicht beobachten können. Durch eine solche Annahme wäre freilich eine einheitliche Erklärung der eigentümlichen Phänomene erzielt, ich will aber vorläufig eine solche Annahme nicht befördern, da die Kontinuität des dualistischen Aufbaues der Chromosomen nur bei sehr kurzen Interphasen bewiesen werden kann und die Chromosomenbildungsvorgänge überhaupt lehren, daß eine positive Ortsveränderung des Caryotins dabei stattfinden muß, auch wenn die dualistische Verteilung des Stoffes präexistiert. Ich will mich also vorläufig nicht über das Schicksal der Chromosomenhälften bei langen Interphasen aussprechen. Die Lücke, die hierdurch in unsrer Theorie der Kernteilung entsteht, ist in der Tat nicht so groß, wie vielleicht schon aus den vorstehenden Ausführungen erhellt, und wie Kap. VII lehren wird.

Als Pfitzner (1881, S. 289) die eigentümliche, perlschnurartige Gestalt der Chromosomen in seinen Präparaten entdeckte, glaubte er und andre mit ihm dadurch das Phänomen der Chromosomenteilung in ein neues Licht gebracht zu haben. Es leuchtet aber ein, daß der Teilungsvorgang selbst nicht im mindesten leichter verständlich wird — wie dies schon Berthold (1886, S. 203) bemerkt hat —, wenn wir ihn statt in die ganzen Chromosomen in kugelige Bauelemente derselben verlegen.

Außerdem ist der von Pfitzner und andern späteren Forschern beschriebene Bau der Chromosomen nicht sicher im Leben vorhanden. Betreffend die von mir in dieser Arbeit untersuchten Objekte, weisen sie im allgemeinen keinen solchen Bau der Chromosomen oder Spiremfäden auf. Im Leben sind die Chromosomen bei *Allium* glatt (1912c, S. 251). Bei der Fixierung bekommen die Chromosomen aber unter Umständen eine wellige Oberfläche, wodurch bei gewisser Färbung Pfitznersche Kugeln vorgetäuscht werden können. — Retzius (1881, S. 130) konnte die Entdeckungen Pfitzners nicht bestätigen. Balbiani (1876), der bei *Stenobothrus pratorum* eine ähnliche Entdeckung wie Pfitzner schon vor ihm gemacht zu haben glaubte (die von ihm beschriebenen Körner sind jedoch sicher durch die Fixierung geschaffen), beobachtete eine gleichmäßige Körnelung des Kernfadens im Ruhekern der *Chironomus*-Larve (1881). Flemming (1882, S. 204) konnte auch die Angaben Pfitzners bestätigen. Er fand, daß »schon in dem Knäuelstadium an gut konservierten Reagentienpräparaten die Fäden durchweg feinkörnig« sind. »Die Körnchen liegen in den Knäuelfäden nicht regelrecht gereiht, sondern ungleichmäßig, schon bei feinfädigen Knäueln kommen oft mehrere Körnchen in einem Querdurchmesser des Fadens vor«. Strasburger

(1882) war es zuerst, der PFITZNERsche Kugeln in Präparaten von Pflanzen auffand. Er nannte sie »Mikrosomenscheiben«. Entsprechende Angaben wurden von STRASBURGER (1884, 1888, 1905, 1907), HEUSER (1884), GUIGNARD (1885), ZIMMERMANN (1896), MOTTIER (1897), ALLEN (1897) u. a. gemacht.

Im Leben sind PFITZNERsche Körner nicht von FLEMMING beobachtet worden. Dieser (1882, S. 205) konnte daher nicht den Argwohn unterdrücken, daß die Körner vielleicht Gerinnungsprodukte wären. Er (1882, S. 206) hielt es aber für nicht gerade wahrscheinlich, »weil so viele verschiedene Reagentien die Körnelung zeigen«. Auch C. RABL (1885) hat im Leben keine Körnelung gesehen. In den Präparaten beobachtete er dagegen »Körner oder, richtiger, knotige Anschwellungen der Fäden«. Daß, wie FLEMMING fand, so viele verschiedene Reagentien die Körnelung zeigen, ist kein entscheidendes Argument — obwohl ein gutes — für die Präformation derselben, denn alle Fixierungsmittel haben ja das gemeinsam, daß sie fällen und härten, also Konsistenz und Volumen verändern, was wohl unter Umständen zu unregelmäßigen Umrissen oder knotigen Anschwellungen vorher homogener und glatter Fäden führen kann. Alle übrigen Angaben in der Literatur beziehen sich nur auf fixierte Präparate, und kritische Untersuchungen liegen dabei nicht vor. Im einzelnen weichen auch diese Angaben nicht selten etwas voneinander ab. Während die meisten Forscher nur eine einfache Reihe von Kugeln oder Scheibchen gesehen haben, beschreiben FLEMMING (siehe oben) und neuerdings ALLEN (1905) mehrere Körner im Querdurchmesser der Spiremfäden. ALLEN blidet diese auch wie sehr unregelmäßig ab. Ferner glaubten mehrere Forscher keine einfache Körnelung der Fäden vor sich zu haben, schon PFITZNER (1881, S. 309) glaubte sich bei guter Safraninfärbung von Goldpräparaten davon überzeugen zu können, daß die Chromatinkugeln durch eine ungefärbt bleibende Substanz zu einem Cylinder ergänzt würden. Ähnliche Beobachtungen und Annahmen wurden von den meisten folgenden Forschern gemacht, und STRASBURGER formulierte seine Auffassung dahin, daß die Fäden aus dicken »Chromatinscheiben« beständen, die durch dünne Scheiben von »Linin« verbunden wären. Seitdem diskutierte man häufig die Frage, ob das »Linin« nur zusammenhaltende Brücken bildete oder ob es ein die »Chromatinscheiben« führender Schlauch wäre. Da diese Angaben — wie erwähnt — nicht aus kritisch geführten Untersuchungen hervorgegangen sind, scheint es mir nicht unberechtigt, sie ins Licht unsrer eignen Ergebnisse an *Allium* und *Vicia* zu setzen. PFITZNERsche Körner wurden bei *Allium* von MERRIMAN und NEMEC (siehe S. 250), bei *Vicia* von HOTTES (siehe

S. 262) gesehen. Ich kann keinen solchen Aufbau der Spiremfäden und Chromosomen annehmen, obwohl bei gewisser Färbung »Chromomeren« vorgetäuscht werden können (1912b, S. 263). Auch Grégoire fand keine Pfitznerschen Kugeln bei *Allium*. Im Leben sind die Chromosomen glatt (1912c, S. 251). Wir haben ja auch mehrmals auf die Unwahrscheinlichkeit hingewiesen, daß subtile Strukturen durch unsre Fixierungsmittel gut erhalten werden könnten. Ferner da unsre Konservierungs- und Färbungsmethoden zugleich sehr gern solche Strukturen, wie die erwähnten, künstlich hervorrufen (1912b, S. 241), wäre es ungeeignet, denselben eine generelle Bedeutung zuzuschreiben.

Es leuchtet ein, daß, da die Chromosomenbildung eben durch ein Zusammengehen des Caryotins, eine Verschmelzung kleiner Caryotinelemente vor sich geht, in früheren Prophasestadien die Spiremfäden unregelmäßige Umrisse erhalten [1]). Diese Umrisse glätten sich aber allmählich aus, und jedenfalls berechtigt uns der Vorgang nicht, eine fortwährende Autonomie der zusammengehenden Caryotinelemente anzunehmen. In Betracht der mannigfaltigen individuellen Schwankungen ist es allerdings nicht ausgeschlossen, daß auch in späteren Spiremstadien ein unregelmäßiger und körniger Aufbau der Fädenhälften als ein Zeichen einer mangelhaften oder verspäteten Verschmelzung unter Umständen fortbestehen könnte. Wir sind zurzeit nicht imstande, eine physikalische Heterogenität der Chromosomen zu beweisen (1912b, S. 270). Alles zusammen spricht also in der Richtung, daß die Angaben über »Chromatinkörner« und »Lininbrücken«, bzw. »-schläuche« unzweifelhaft auf Kunstprodukte oder Färbungschimären zurückzuführen sind.

Jedenfalls könnte — wie oben erwähnt — die Längsspaltung der Spiremfäden nicht durch die Annahme einer primären Spaltung von dieselben aufbauenden Kugeln leichter verständlich werden. Nach dem soeben über Pfitznersche Kugeln Gesagten muß man den Verdacht haben, daß die beschriebenen Spaltungen derselben auf Täuschungen beruhen, wenigstens was die vegetativen Kernfäden betrifft (über das Spirem bei der Reduktionsteilung, auf das sich auch die obigen Angaben von Mottier und Allen beziehen, soll andernorts berichtet werden). Denn eingehende Untersuchungen haben ja gelehrt, daß die Spaltung viel früher vollzogen

---

[1]) Die meisten Angaben über »Chromomeren« hängen vielleicht mit dieser einfachen Tatsache zusammen. Guignard (a. a. O. 1885) und Zimmermann (a. a. O. 1896) geben z. B. an, daß die Körnelung oft schon mit der Beendigung des Spiremstadiums verschwindet, so daß die Chromosomen vollständig homogen erscheinen. Die unregelmäßige Gestalt der jungen Spiremfäden gibt bei gewisser Färbung (Entfärbung) zu »Körnchen«-Entstehung Veranlassung.

wird, als es PFITZNER, STRASBURGER u. a. für die gekörnten Fäden behauptet haben. Man erinnere sich hierbei der Angaben FLEMMINGS, daß die Spalthälften unter der Einwirkung der Fixierungsmittel zu künstlicher Verschmelzung gebracht werden können (S. 293). Daß bei den Beobachtungen über »Chromomeren« auch optische Täuschungen mit hineinspielen können, ist nicht ausgeschlossen [vgl. z. B. GRÉGOIRE a. a. O. 1906; 1907[1])]. Übrigens ist es zurzeit nicht möglich, in diese Dinge völlige Klarheit zu bringen, denn es fehlen noch kritische Untersuchungen über die etwaige physikalische oder stoffliche Heterogenität der Spiremfäden und Chromosomen. Wir haben daher hauptsächlich daran festzuhalten, daß nach eingehenden Untersuchungen die Längsspaltung in der Prophase in einer Weise geschieht, die prinzipiell nichts mit dem Bau der schon ausdifferenzierten Schlingen zu tun hat. Oben haben wir dargelegt, daß die Genese der Prophasenspalte eine wesentlich andere ist, als man früher angenommen hat, und daß der Vorgang auf allgemeinen Zustandsverhältnissen innerhalb der Kernwandung beruht, so daß er nicht notwendig an in bestimmter Weise geformte und angeordnete Strukturen gebunden wird. Die Angaben über »Chromomeren« usw. hängen außerdem fast durchgehends mit theoretischen Annahmen und hypothetischen mechanischen Vorstellungen zusammen, mit denen wir uns nicht abgeben wollen.

Da, wie wir es gesehen haben, die reale Existenz schon so relativ grober Körner wie die BALBIANI-PFITZNERschen sehr zweifelhaft ist, sind die Angaben über den Aufbau dieser Körner oder der »Chromomeren« ihrerseits aus noch kleineren Körnern, den »Chromiolen«[2]), völlig unhaltbar. JANSSENS und DUMEZ (1903) konnten auch die speziellen Angaben EISENS über »Chromiolen« in der Spermatogenese von *Batrachoseps* nicht bestätigen. — Bei dem Nachforschen von Strukturen, die in keinem Falle im Leben sichtbar gemacht werden können, hat man vergleichend zu verfahren. Kann man die Strukturen nach verschiedenartiger Behandlung beobachten, so ist dies allerdings ein gutes Argument für ihre Präformation. Wie wir oben erwähnten (S. 298), kann

[1]) HÄCKER (Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger, Ergebn. u. Fortschr. d. Zoologie, Bd. I, 1907, S. 35, Fig. 9 u. 10) bildet zwei Chromosomen aus dem jungen Kern eines tripyleen Radiolars (*Challengeria varesi*) ab, die den von ALLEN gegebenen Abbildungen der Chromosomen in der Reduktionsteilung von *Lilium* ähneln. Nach HÄCKER beruht jedoch die Struktur in jenem Fall auf Alveolisierung der Chromosomen (vgl. GRÉGOIRE et WYGAERTS, 1903, GRÉGOIRE 1906).

[2]) G. EISEN 1899, 1900. BOVERI, VAN BENEDEN, BRAUER haben bei *Ascaris* die Chromomeren gezählt.

aber ein solches Argument so lange nicht als entscheidend betrachtet werden, als wir Konservierungsmittel benutzen, die alle nach demselben Prinzip wirken. Ebenso können z. B. alle Färbungsmethoden, die mit Überfärbung und nachträglicher Differenzierung arbeiten, zu immer wiederkehrenden Täuschungen Veranlassung geben, die auf der prinzipiellen Art der Färbung beruhen (vgl. 1912b).

Kap. VI. Das Verhalten des Caryotins bei der Rekonstruktion der Tochterkerne.

§ 1. Allgemeines. Entstehung von Anastomosen und Tochterspirem.

Die früheren Stadien werden uns hier nicht näher beschäftigen. Andernorts ist hierüber berichtet worden (1912d). Einige wichtige Punkte sollen doch hier berührt werden.

Gegenstand lebhafter Kontroversen ist namentlich das Verhalten der Chromosomen in der polaren Anhäufung und nach soeben angelegter Kernmembran gewesen. Neuerdings hat namentlich Grégoire (1906) die Ansicht vertreten, daß in dem »tassement polaire« die Chromosomen so dicht zusammentreten, daß sie an mehreren Punkten verklebt würden. Grégoire behauptet, daß dies für das Verständnis der später eintretenden Anastomosierung der Chromosomen von Bedeutung wäre, indem er die Anastomosen einfach durch sekundäre Ausziehung der Chromosomensubstanz an den verklebten Stellen, wenn die Chromosomen in den neuen Kernen auseinandergehen, erklärt. In den von mir untersuchten Objekten habe ich keine besonderen Stützen für diese Auffassung finden können (vgl. auch 1912c S. 253). Grégoires »tassement polaire« bei *Allium* hängt nach meiner Erfahrung vorwiegend mit einer nicht ganz vorteilhaften Fixierung zusammen.

Wie dicht die Chromosomen an den Polen zu liegen kommen, dürfte je nach den in jeder Zellenart herrschenden inneren Bedingungen etwas verschieden sein, und selbstverständlich kann nicht im Prinzip ein solches Aneinanderlegen und Verkleben der Chromosomen geleugnet werden, wie es Grégoire behauptet, obwohl etwas Ähnliches für höhere Organismen noch nicht einwandfrei beobachtet wurde. Was die angebliche Bedeutung des partiellen Verklebens der Chromosomen für das Erklären der späteren Anastomosierung anbetrifft, so sei bemerkt, daß die seitlichen Verbindungen der Chromosomen vielleicht in einem geringeren Grade und in gewissen Fällen in der von Grégoire geschilderten Weise entstehen, daß jedoch die für die Telophase charakteristischen Prozesse der Vacuolisation, chemischen Auflösung und Emulgierung, welche Prozesse

auf eine Zerkleinerung und Zerstreuung des Chromosomenmaterials hinarbeiten, den größten Anteil an dem Verwischen der einzelnen Chromosomenindividuen haben dürften.

Der zweite Punkt, um den sich Meinungsverschiedenheiten ausgesponnen haben, ist der, ob in der Telophase ein kontinuierliches Spirem gebildet wird oder nicht.

Flemming (1882) und Rabl (1885) fanden bei *Salamandra* keine Verbindungen zwischen den Enden der Tochterchromosomen. In andern Fällen fand aber Flemming, wie Retzius (1881), lange zusammenhängende Fäden in den neuen Kernen. Kontinuierliche Spireme wurden botanischerseits von u. a. Strasburger, Heuser, Guignard, Mottier behauptet. Dagegen wird die Selbständigkeit der Chromosomen in der Telophase, d. h. ein diskontinuierliches Spirem, in neuerer Zeit von Grégoire und seinen Schülern Martins Mano, Kowalski, Berghs energisch verteidigt. Die Ergebnisse meiner eignen Untersuchungen gehen in derselben Richtung wie diejenigen Grégoires. In der Tat habe ich nachweisen können, daß die gegenteiligen Angaben Němecs, Hofs, Hottes' und Schrammens nicht mit dem wirklichen Verhältnis übereinstimmen (vgl. auch 1912 d).

Verklebungen der Chromosomen treten leicht unter der Einwirkung der Fixierungsmittel ein. Auch in sonst gut fixierten Präparaten dürften bis zu einem gewissen Grade Verklebungen vorfindlich sein, so daß die obigen Angaben wohl zum Teil auf dieses Verhältnis zurückzuführen sind.

Scheinen die Tatsachen in vielen Fällen nicht die Annahme eines kontinuierlichen Spirems in der Telophase zuzulassen, so sprechen sie anderseits nicht für eine fortwährende morphologische Selbständigkeit der Chromosomen. Bei der Anastomosierung derselben und der Feinverteilung des Caryotins überhaupt treten sie vielmehr in morphologische Verbindung miteinander, und die Verbindungen werden immer zahlreicher, während die Chromosomensubstanz selbst immer lockerer wird, so daß in dem Gerüst des Ruhekerns die Chromosomen schließlich nicht mehr zu unterscheiden sind.

Immerhin muß ein deutlicher Unterschied zwischen seitlichen Verbindungen bzw. Anastomosen, die bei der funktionellen Verkleinerung der massigen Chromosomen entstehen, und Endverklebungen, die, schon ehe die Auflockerung der Chromosomensubstanz recht begonnen hat, zu einer zusammenhängenden Chromosomenkette den Ursprung geben, gemacht werden. Bei der immer fortschreitenden Caryotinauflockerung können natürlich auch Verbindungen zwischen den Chromosomenenden zufällig angelegt werden, denn alle Prozesse in der Telophase arbeiten ja auf eine gleichmäßige Verteilung des Caryotins hin. Diese Verbindungen

sind aber ganz nebensächlich und ohne prinzipielle Bedeutung, weil durch sie keine besonderen Verlagerungen und Ortsveränderungen der Chromosomen veranlaßt werden, während Endverklebungen, die zu der Bildung eines kontinuierlichen Spirems führten, einen ganz besonderen Zweck hätten und auch besondere Lokalisationsverhältnisse der Chromosomen veranlassen müßten.

Tatsächlich konnte ich in vielen Fällen, auch in später Telophase, Beobachtungen machen, die der Annahme funktioneller Endverklebungen der Chromosomen entschieden widersprachen.

Überhaupt weisen die Vorgänge in der Telophase eine große Ähnlichkeit mit denjenigen in der Prophase auf, obwohl sie in umgekehrter Folge verlaufen. Wie sich die Chromosomen in der Prophase nicht zusammenhängend herausdifferenzieren, so gehen sie in der Telophase gesondert in die Bildung des Kerngerüstes auf.

Über die weiteren Veränderungen des Caryotins (der Chromosomen) in der Telophase hat man folgendes gefunden.

Den älteren cytomorphologischen Beobachtern fiel das zerschlitzte, rauhe Aussehen der Kernfäden in den wachsenden Tochterkernen auf. Rabl schreibt über diesen Zustand: »Die Schleifen haben ihre glattrandige Beschaffenheit verloren, ihre Ränder sind unregelmäßig zackig geworden und senden kurze, dünne Fortsätze von körnigem Aussehen aus« (1885, S. 282). Einige Jahre früher hatte Retzius den Verlauf der Rekonstruktion genauer studiert. Auch er hat beobachtet, wie die Substanz des Fadengerüstes sich »allmählich verfeinert und durch zahlreiche Verbindungen zu einem reichlich anastomosierenden Balkengerüst wird« (1881 b, S. 135, Taf. XIV, Fig. 1—8). Er hat auch gesehen, wie sich das Caryotin zu Caryosomen zusammenzieht (1881, S. 141). Flemming (1882, S. 242) schließt sich der Darstellung Retzius' an.

In neuerer Zeit hat namentlich Grégoire (1903) die Rekonstruktion des Kernes untersucht und er kommt zu wesentlich denselben Resultaten wie Retzius und Rabl. Die ersten Anastomosen entstehen nach Grégoire und Wygaerts in der Weise, daß die Substanz der gelatinösen Chromosomen in dem »tassement polaire« (vgl. oben) stellenweise zusammenfließt, um dann bei dem Entfernen derselben voneinander partiell fadenartig ausgezogen zu werden, ein Phänomen, »analogue à celui qui se passe lorsque deux corps gélatineux, mis assez intimement en contact, sont ensuite graduellement écartés l'un de l'autre« (1903, S. 17). Oben erhoben wir einige Bedenken gegen diese Behauptung Grégoires und Wygaerts' und konnten ihr wenigstens betreffs *Allium* und *Vicia* nicht beitreten. Dagegen können wir in Übereinstimmung mit denselben

Forschern annehmen, daß das Gerüst wesentlich durch eine »alvéolisation progressive« der Chromosomen entsteht, obwohl hierbei sicher auch Auflösungs-, Emulgierungs- und Pseudopodienbildungsvorgänge mitbeteiligt sind[1]. Da das Gerüst durch Auflockerung der dichten Chromosomen entsteht und diese dabei keine nennenswerten Ortsveränderungen durchzumachen scheinen, können wir auch mit Grégoire und Wygaerts sagen, daß das Kerngerüst ein »réseau de réseaux« wird, obwohl wir damit keine hypothetischen Annahmen verknüpfen wollen.

Kommt der Kern in den Fall, eine längere Interphase durchzumachen, so werden die genannten Gerüstbildungsvorgänge so lange fortgesetzt, bis das Caryotin annähernd gleichmäßig in der Kernhöhlung verteilt und diese von einem feinen Gerüst ausgefüllt ist. Ist aber die Teilungsgeschwindigkeit groß, so kann eine vollständige Auflockerung der Chromosomensubstanz nicht erreicht werden, sondern einzelne Teile oder vielleicht ein Gerippe der Chromosomen werden erhalten und bilden in der gleich darauf folgenden Prophase Anlagen der neuen Chromosomen. Wie wir S. 283 erwähnt haben, können in vegetativen Geweben die Teilungen nicht so rasch aufeinanderfolgen, daß kein eigentliches Gerüst gebildet wird, sondern auch bei großer Teilungsgeschwindigkeit hat der Kern, wegen des notwendigen Wachstums desselben und der Zelle, in der Interphase Zeit ein, wenn auch unvollkommenes Gerüst auszubilden, worin wenigstens ein Teil der Chromosomen zur Unkenntlichkeit aufgelöst wird oder morphologisch verschwindet. Der Grenzfall, wenn die Interphase so kurz ist, daß alle Chromosomen wenigstens in solchem Grade erhalten werden, daß man sie deutlich unterscheiden und zählen kann, wird nur bei den Reifungsteilungen in der »Interkinese« erreicht (S. 283). Aber auch die Interkinese kann bei verschiedenen Organismen in verschiedener Weise aussehen. In gewissen Fällen ist sie von so kurzer Dauer, daß es sogar nicht zu der Bildung einer eigentlichen Kernvacuole kommt[2]. Meistens bildet sich aber ein runder Kern aus, worin die Vacuolisation der Chromosomen mehr oder weniger weit fortschreiten

[1] Die betreffenden Vorgänge können daher n i c h t mit nur e i n e m dieser Begriffe anschaulich gemacht werden. Ob man die Auflockerung und Anastomosierung der Chromosomen wie einen »aktiven« Vorgang (analog der Pseudopodienbildung der Rhizopoden) betrachten will oder nicht (Boveri 1887, S. 819; Němec 1899, S. 330, v. Wisselingh 1899. S. 170), ist gleichgültig, solange man nicht darüber ins reine gekommen ist, ob Pseudopodien nur durch innere Ursachen oder auch durch Veränderungen im umgebenden Medium entstehen.

[2] Dies ist der Fall bei *Convallaria* (Schniewind-Thies), *Tricyrtis* (Ikeda), *Pallavicinia* (Farmer, Moore); siehe Grégoire, Les résultats aquis sur les cinèses de maturation, La Cellule, Bd. XXII, 1905, S. 249.

kann, obwohl dieselben noch deutlich unterschieden werden können[1]). Nur in gewissen Fällen, wie bei *Magnolia*, *Liriodendron* (ANDREWS, 1901, S. 139) und *Tradescantia* (MOTTIER)[2]), tritt in der Interkinese eine so vollständige Auflockerung und Auflösung der Chromosomen ein, daß sie kaum mehr unterschieden werden können. Der Charakter des Kernes nähert sich in den letzteren Fällen demjenigen der vegetativen Interphasen.

In der Prophase macht sich ein Bestreben geltend, das gleichmäßig verteilte Caryotin an einer Anzahl Orten innerhalb des Kernes zu lokalisieren, in der Telophase findet das Umgekehrte statt. Hier wird das anfangs streng lokalisierte Caryotin immer mehr zerstreut und gleichmäßig verteilt. Nach unsern eignen Untersuchungen scheint im allgemeinen die Auflockerung und Auflösung des Caryotins alle Chromosomen und alle Teile derselben in gleichem Maße zu berühren. Und nur der Zufall entscheidet wohl darüber, welche Teile derselben bei kurzen Interphasen erhalten werden. Die Caryosomen des Ruhekerns entstehen daher im allgemeinen nicht durch eine besondere Lenkung der auflockernden Prozesse, sie machen nicht etwa besonders widerstandsfähige Teile der Chromosomen aus (Kap. IV). Nach unsern bisherigen Kenntnissen zu urteilen sind die Chromosomen ziemlich homogen. Es leuchtet aber ein, daß, auch bei wesentlicher Gleichförmigkeit der auflockernden Prozesse, durch zufälliges Zusammenfließen des Caryotins zu etwas größeren und daher dem Abbau länger widerstehenden Ansammlungen oder durch die Lageverhältnisse der Schlingen, indem sie zum Teil bei der Membran, zum Teil inmitten der Kernhöhle liegen usw., was, da die Auflockerungsprozesse sicher unter Mitwirkung des cytoplasmatischen Stoffwechsels vor sich gehen, zu der Erhaltung einzelner günstig placierten Teile führen kann, Caryosomen unter Umständen direkt als Überbleibsel der Telophasechromosomen entstehen können (vgl. Kap. IV). Dies scheint besonders bei Kernen mit kleinen, kurzen Chromosomen der Fall zu sein, was ganz natürlich ist und mit den von uns entwickelten Vorstellungen gut übereinstimmt. Denn die kleinen Chromosomen können bei nach außen vorschreitender Auflockerung lange als lokalisierte Ansammlungen (Klumpen) unterschieden werden, während lange Chromosomen teils wegen der größeren Caryotinmenge, die aufgelöst wird, teils wegen von anfang an minder ausgesprochener Lokalisierung seltener deutliche Klumpen nachlassen (vgl. S. 281). Bei *Cucurbita* (Kap. IV, Abschn. III) und *Phaseolus*, *Solanum* (MARTINS MANO, 1904), die sehr kurze Chromosomen

[1]) Literatur bei GRÉGOIRE 1905, S. 249.

[2]) Siehe GRÉGOIRE 1905, S. 249.

haben, entstehen z. B. Caryosomen direkt als Überbleibsel der Chromosomen in der Telophase.

Bei andern Pflanzen (mit langgestreckten Chromosomen) entsteht zuerst ein mehr oder weniger gleichförmiges Gerüst und erst als Folge eines nachträglichen Lokalisationsbestrebens die Caryosomen (vgl. *Vicia*, *Allium*, S. 284).

§ 2. Die Längsspaltung der Tochterchromosomen und ihre Bedeutung.

Wenn der Auflockerungsvorgang des Caryotins in allgemeinem Sinne, wie wir es oben erläutert haben, vor sich geht, lehrt jedoch eine eingehende morphologische Analyse, daß gleichzeitig oder schon vorher besondere Strukturveränderungen stattfinden, die in mancher Hinsicht von hohem Interesse und Gewicht sind. Wir weisen hier auf die von uns in Kap. II ausführlich geschilderte Längsspaltung der Tochterchromosomen hin.

Diese Längsspaltung ist außer von einigen Forschern, die sich mit den von uns benutzten Objekten *Allium* und *Vicia* beschäftigt haben (Hof, Merriman, Bonnevie, Dehorne), nur von sehr wenigen Verfassern, und zwar in tierischen Objekten, beobachtet worden. Van Beneden (1883, S. 559), van Beneden und Neyt (1887), Herla (1898) und Bonnevie (1908) haben eine Längsspaltung der Tochterchromosomen bei *Ascaris* beschrieben. In seinem neuerdings erschienenen Buche »Plasma und Zelle« erwähnt Heidenhain nebenbei, daß er eine Längsspaltung der Tochterchromosomen beobachtet hat. Neuerdings haben botanischerseits Farmer und Digby (1910), Miss Digby (1910), Fraser und Snell (1910), Friesendahl (1912) und zoologischerseits A. Dehorne (1911) über telophasische Längsspaltungen berichtet.

Wir haben an betreffenden Stellen der speziellen Darstellung das erwähnte Phänomen so eingehend beschrieben und erörtert, daß wir uns hier mit der Beleuchtung eines Punktes begnügen können, die in allgemeiner und methodischer Hinsicht von Bedeutung ist.

Es ging aus unsern eignen Untersuchungen (Kap. II) hervor, daß die Längsspaltung in den Tochterchromosomen, ebenso wie die Spalte in den Mutterchromosomen, ziemlich empfindlich gegen die fixierenden Reagentien ist. Hierauf sind z. B. die negativen Befunde Grégoires über die erstgenannte Spaltung zurückzuführen. Dieser Forscher hat ausschließlich mit der Hermannschen Flüssigkeit gearbeitet, und die nachteilige Wirkung derselben haben wir in unsrer speziellen Darstellung eingehend erörtert.

Jedoch kann es nicht ausschließlich auf Fixierungsverhältnissen beruhen, daß man die Längsspaltung nicht gesehen hat. Offenbar hat man

sie manchmal bei nicht genügend eingehender Untersuchung unrichtig interpretiert.

Die Schwierigkeiten der Beurteilung der Längsspaltung in den Tochterchromosomen werden dadurch vermehrt, daß gleichzeitig die Auflockerung und Auflösung der Chromosomensubstanz stattfindet.

Die Auflockerung und Auflösung der Chromosomen beginnt zumeist wie eine centrale Aushöhlung oder Vacuolisierung in der Meta- oder Anaphase. Nach der Bildung der Kernmembran beginnt zugleich eine Auflockerung oder Auflösung von außen nach innen und es entstehen dadurch Anastomosen usw. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen findet nun bei *Allium cepa* und *Vicia faba* eine dualistische Verteilung des Materials jedes Chromosoms statt. Diese dualistische Verteilung des Caryotins jedes Chromosoms, die in eine vollständige Längsspaltung resultiert, kann bisweilen schon vor der centralen Aushöhlung beginnen (S. 270).

Wahrscheinlich sind die Auflösungsvorgänge und die Längsspaltung voneinander relativ unabhängige Phänomene, und wenn die Längsspaltung zumeist erst bei vorgeschrittener Auflockerung des Caryotins sehr deutlich wird, hängt dies damit zusammen, daß die dualistische Verteilung des Chromosomenmaterials allmählich stattfindet und vielleicht durch die allgemeine Auflockerung und Zerkleinerung des Caryotins sekundär unterstützt wird.

Die Auflösungs- und Auflockerungsvorgänge, die mit einer centralen Aushöhlung oder Vacuolisation der Chromosomen beginnen, sind nicht mit der dualistischen Verteilung des Materials jedes Chromosoms zu verwechseln. Ein Vergleich mit den Erscheinungen in der Prophase lehrt, daß eine solche Verwechslung leicht genug gemacht werden kann. Einige Verfasser, wie Grégoire und seine Schüler, sind anscheinend Täuschungen ausgesetzt worden, wenn sie nur eine centrale Aushöhlung in der Telophase beschreiben. — Hierbei spielen wohl zugleich die erwähnten Fixierungsverhältnisse mit hinein. — Ich kann nicht einsehen, woher Kowalski (1904) in seiner Fig. 43, die eine Prophase darstellt, von einer Längsspaltung spricht, in Fig. 2 aber, die eine Telophase darstellt, die ganz ähnlich aussehende Erscheinung nur für eine »Vacuolisierung« hält.

Man muß jedoch gestehen, daß die Beurteilung in diesen Fällen besonders schwierig ist. Einzelne Abbildungen sind kaum hinreichende Belege. Ganze Serien müssen herangezogen werden, damit man sehen kann, was sich aus einer zweifelhaften Längslichtung entwickelt oder wie sie entstanden ist. In unsrer speziellen Darstellung haben wir die betreffenden Vorgänge möglichst genau verfolgt und abgebildet. Wir haben gesehen, daß die centrale Aushöhlung der Tochterchromosomen nicht die

einzige Erscheinung ist, die in ihnen stattfindet, daß sie vielmehr einer Längsspaltung Platz gibt. Wir haben auch gesehen, daß die in späteren Spiremstadien nicht selten zweifelhafte Längslichtung der Mutterchromosomen aus einem in früheren Stadien sehr deutlichen dualistischen Bau der Chromosomen entstanden ist. Mit demselben Recht, wie man in der Prophase eine Kontinuität der Längsspalte der Chromosomen behauptet, muß man annehmen, daß in der Anaphase eine Längsspaltung der Tochterchromosomen stattfindet.

Wir berührten schon in unsrer speziellen Darstellung die in methodischer und Beobachtungshinsicht interessanten Beziehungen zwischen Längsspaltung und innerer Vacuolisation oder Auflösung der Chromosomen. Die Auflösungs- und Auflockerungsvorgänge, die in der Telophase auf eine Zerkleinerung des Caryotins hinarbeiten, verursachen durch ihre allgemeine und nicht in besonderer morphogenetischer Richtung gelenkte Wirkungsweise (vgl. S. 305), daß das Material jedes Chromosoms ringsumher in gleichmäßiger Weise nach außen befördert und zerstreut wird. Da nun anderseits in jedem Chromosom das Bestreben[1]) herrscht, dem Material eine dualistische Verteilung zu geben, muß ein Konflikt entstehen, der macht, daß in einer gewissen Epoche die morphologische Analyse gleichzeitig die Merkmale der gleichmäßigen Auflockerung und der dualistischen Anhäufung verzeichnet. Daher die Unsicherheit der Beurteilung. — In analoger Weise verhält es sich in der Prophase (vgl. S. 252). Hier wird Material ringsumher an die Chromosomen gezogen, und dadurch kann natürlich die gleichzeitige dualistische Anhäufung desselben verdeckt werden.

Wie weit verbreitet die Spaltung der Tochterchromosomen ist, kann vorläufig nicht ganz genau gesagt werden. Allem Anschein nach handelt es sich hier aber um eine allgemeine Erscheinung, die in der chemischen und physikalischen Organisation der Zelle begründet ist.

Ob der Zweck der Längsspaltung in der Anaphase der ist, die dualistische Anhäufung des Materials jedes Chromosoms in der nachfolgenden Prophase zu begründen oder zu erleichtern, oder ob sie mit Notwendigkeit aus den gegebenen physikalischen und chemisch-physikalischen Verhältnissen entspringt, ohne immer in berührter Hinsicht ausgenutzt zu werden, ist schwierig zu sagen (vgl. Kap. VII). Für die Zweckmäßigkeit der anaphasischen Längsspaltung spricht allerdings der Umstand, daß die prophasische Längsspaltung schon in der Interphase angelegt zu sein scheint, so

[1]) Dieses Bestreben ist wohl — wie oben gesagt — nicht direkt von den Auflockerungs- und Auflösungsvorgängen abhängig. Es ist, wie die Faktoren, die einen dualistischen Bau der Mutterchromosomen bedingen, in allgemeinen energetischen und stofflichen Verhältnissen in dem Kern (dem Caryotin) begründet.

daß man eine Kontinuität der dualistischen Materialverteilung behaupten könnte. Jedenfalls hat es sich mit großer Wahrscheinlichkeit herausgestellt, daß bei hoher Teilungsgeschwindigkeit Teile der Tochterchromosomen, die einen Doppelbau besitzen, in der Interphase persistieren und Anlagen zu den Mutterchromosomen der folgenden Teilung werden, und für eine wenigstens partielle Erhaltung der dualistischen Verteilung des Caryotins jedes Chromosoms sprechen die in längeren Interphasen oder »Ruhekernen« beobachteten längsgespaltenen Caryosomen. Ob die Längsspaltung der Prophasechromosomen jedoch immer in der vorhergehenden Anaphase angelegt wird, d. h. ob eine vollständige Kontinuität der hier geschaffenen Materialverteilung durch eine beliebig lange Interphase herrscht, kann nicht gesagt werden. Nach dem, was wir S. 296 auseinandergesetzt haben, läßt es sich ebensowohl denken, ja ist es vielleicht richtiger zu behaupten, daß besonders nach langen Interphasen die Doppelstruktur der Mutterchromosomen zum Teil erst in der Prophase erzeugt wird, daß also die Vorteile der anaphasischen Längsspaltung erst bei kurzen Interphasen völlig ausgenutzt werden. In der »Interkinese« der Reifungsteilungen hat man ja vielfach eine vollständige Kontinuität der Chromosomenlängsspalte konstatiert. Diese Längsspaltung ist vielleicht nicht derjenigen in vegetativen Interphasen zu beobachtenden völlig homolog. Jedenfalls herrschen aber dort ähnliche mechanische Verhältnisse wie hier.

Kap. VII. Theoretische Fragen.

Aus den verschiedenen Ergebnissen der in dem speziellen Teil geschilderten Untersuchungen haben wir als die wichtigsten vornehmlich den Nachweis des ausgesprochenen dualistischen Baues der Chromosomen zu betrachten. Die Detailanalyse ergab auch in methodischer Hinsicht interessante Ergebnisse, welche in der Richtung gehen, daß alle Fixierungsmittel, obwohl in sehr verschiedenem Grade, mehr oder weniger alterierend auf die Kernstruktur wirken. In einer andern Arbeit (1912b) sind diese Ergebnisse theoretisch verwertet worden. Als dritter Punkt sei betont, daß unsre Ergebnisse die Variabilität der Caryotinkonfiguration in demselben Stadium anschaulich gemacht haben. Wir wollen nun in diesem Kapitel den ersten und dritten Punkt etwas näher betrachten, und zwar vom theoretischen Gesichtspunkte und wir bekommen dann auch Gelegenheit, einige von den vielen in der cytologischen Literatur zirkulierenden hypothetischen Anschauungen zu streifen.

Der erste Punkt betraf den dualistischen Bau der Chromosomen. Wir haben ja eine Spaltung oder Doppelheit derselben schon in der Anlage

gefunden und wir konnten auch feststellen, daß die Spalthälften der Prophasechromosomen, bald nachdem sie sich in der Anaphase voneinander entfernt haben, wieder eine Längsspaltung erfahren. Ferner fanden wir sogar im Ruhestadium und in der Interphase deutliche Zeichen dualistischer Tendenzen in der Verteilung des Caryotins, indem die Caryosomen häufig gespalten sind und Doppelfäden auftreten. Auch ohne jede hypothetische Voreingenommenheit müssen ja diese Befunde sehr merkwürdig erscheinen. Es macht den Eindruck, als ob die Längsspaltung der Chromosomen, die man gewohnt war, nur in einem bestimmten Stadium zu finden, gar keine so scharf begrenzte Erscheinung wäre, sondern als ob es eine fundamentale Eigenschaft des Caryotins wäre, sich dualistisch anzuordnen. Das Wort »dualistisch« wird vielleicht manchem verdächtig aussehen: Wir verbinden damit keine theoretische Vorstellung, benutzen es nur, um die morphologischen Phänomene neutral auszudrücken. Denn offenbar befindet man sich hier in einem Dilemma: Was ist Längsspaltung und was ist Paarung von Anfang an?

Wir haben schon in der vorherigen Darstellung mehrmals die Schwierigkeit empfunden, zu sagen, was man in einem gegebenen Falle für Spaltung, also aktive Verdoppelung einer einheitlichen Anlage, und für Paarung, d. h. Nebeneinanderlegen sich ausdifferenzierender Caryotinelemente, halten soll. Die sich bildenden Chromosomenschlingen sind ja nach unsern Untersuchungen von Anfang an dualistisch gebaut, ein bestimmter Zeitpunkt des ersten Eintretens der Spaltung konnte nicht festgestellt werden, vielmehr schien hier eine gewisse Variabilität zu herrschen, indem in einigen Fällen die Spaltung schon in die vorhergehende Anaphase oder Telophase verlegt werden konnte, während in andern Fällen der dualistische Bau erst bei der Ausdifferenzierung der neuen Chromosomen ausgebildet zu werden scheint. Wir stehen daher vor der seltsamen Tatsache, daß eine wirkliche Längs*spaltung* nur für die Tochterchromosomen bewiesen ist. Für die Mutterchromosomen läßt sich nur ein durchgehender dualistischer Bau feststellen. Mancher Cytologe dürfte hierin einen unlöslichen Widerspruch finden. Aber dies beruht darauf, daß man in der neueren Literatur mit *Spaltung* und *Paarung* ganz besondere theoretische Vorstellungen verknüpft hat.

Diese theoretischen Vorstellungen haben eine recht umständliche Geschichte, die übrigens wohlbekannt ist, so daß ich mich kurz fassen kann. *Paarung* vorgebildeter Caryotinelemente (Caryosomen, Fäden usw.) hat man fast ausschließlich bei der Reduktionsteilung gefunden, und in Verbindung mit den Hypothesen über die Chromosomenindividualität und Separation der Elternchromosomen bei der Geschlechtszellenbildung hat

dies zu der Auffassung geführt, daß sich paarende Gerüstwerkselemente oder Caryosomen immer qualitativ verschieden wären, während man eine Spaltung überall da findet, wo es sich um Vermehrung der einzelnen Chromosomen handelt. Bei der gegebenen Sachlage waren diese Vorstellungen ganz natürlich. Es scheint mir nun aber, als ob unsre Ergebnisse die erwähnten Begriffe etwas umändern müßten.

Tatsächlich ist die morphologische Verschiedenheit der vegetativen und der heterotypischen Teilung nicht groß. Man findet in beiden Fällen Doppelfäden in der Prophase (vgl. meine Ergebnisse in Teil A). Wenn wir von den übrigen und wahrscheinlich mehr nebensächlichen Differenzen, wie Synapsis[1]), multipolare Spindelanlage, Diakinese[2]), absehen und die Aufmerksamkeit auf die wichtigen Vorgänge in der Prophase richten, so können wir sagen, daß der Unterschied zwischen typischer und heterotypischer Teilung darin liegt, daß in der letzteren die einzelnen Komponenten der Doppelfäden etwas mehr auseinander zu liegen pflegen und daß die Zahl der Doppelfäden im letzteren Falle halb so groß wie bei der typischen Teilung ist. Was die ersterwähnte Verschiedenheit anbetrifft, so wird sie von einigen Forschern sogar bestritten[3]), während andre eine gewisse anfängliche Selbständigkeit der Fäden oder Klumpenhälften in der heterotypischen Prophase gefunden haben. In späteren Spiremstadien herrscht gar keine morphologische Differenz zwischen den beiden Prophasen. Die Spalthälften der vegetativen Chromosomen können nämlich ziemlich weit voneinander liegen und umeinander gedreht sein (vgl. Fig. 33, Taf. XVIII; 1912 d), und was die angebliche Verschmelzung der Hälften in der heterotypischen Prophase betrifft, so wird sie ja von Grégoire bestritten (vgl. auch 1912 d). Die meisten Differenzpunkte gleichen sich, wie man sieht, aus. Der fundamentale Unterschied sind die Zahlenverhältnisse; und darnach würde das oben erwähnte verschiedene Aussehen der frühen Prophasen kommen. Tatsächlich hat man in Fällen, wie bei der von Rosenberg untersuchten *Crepis virens*, gefunden, daß die Chromosomenhälftenanlagen (die hier Caryosomen sind) anfänglich recht weit voneinander liegen, um sich später aneinander zu legen. In andern Fällen kann es sich um Fäden statt Caryosomen handeln. In diesen Fällen bleibt

[1]) Synapsisähnliche Erscheinungen sind auch in den vegetativen Kernen beobachtet.

[2]) Eine diakineseähnliche Anordnung der Chromosomen fanden wir bei *Cucurbita* (S. 263, Fig. 50, Taf. XIX).

[3]) Ich verzichte hier auf detaillierte Literaturangaben und verweise auf die ausgezeichnete Zusammenstellung aller Befunde und Anschauungen über Reduktionsteilung bei Grégoire (1905 und 1910).

aber der anfängliche Abstand derselben voneinander häufig recht unbedeutend, so daß mehrere Abbildungen der frühesten heterotypischen Stadien den von uns über die frühen Prophasen der typischen Teilung mitgeteilten sehr ähnlich sehen. Der morphologische Unterschied der frühen Prophasestadien ist also, wenn man von den Zahlenverhältnissen zunächst absieht, nur ein Unterschied dem Grade nach.

Obwohl folglich nach den tatsächlichen Verhältnissen der Unterschied zwischen der morphologischen Konfiguration des Caryotins in der Prophase der heterotypischen und typischen Teilung recht unbedeutend ist und unter Umständen ganz ausbleibt, will ich doch keineswegs der u. a. von MEVES und FICK vertretenen Auffassung beitreten, daß die Vorgänge in den beiden Prophasen ganz identisch wären, nur mit der Verschiedenheit, daß in der heterotypischen Prophase der Spiremfaden in eine halb so große Zahl von Chromosomen zerlegt würde. Denn wir haben ja gefunden, daß die Chromosomen getrennt aus dem Gerüstwerk hervortreten und daß das Spirem folglich diskontinuierlich ist und aus wirklichen Chromosomenbändern besteht. Diese Beobachtungen werden durch die Ergebnisse einer Anzahl Reduktionsteilungsforscher dahin ergänzt, daß auch in der heterotypischen Prophase die Chromosomen anfangs getrennt sind (vgl. z. B. ROSENBERG 1909, LUNDEGÅRDH 1909), obwohl sie hier freilich später mit den Enden zu verschmelzen scheinen. Es handelt sich also nach meiner Ansicht bei der Reduktionsteilung um eine schon durch die frühen prophasischen Vorgänge bestimmte Zahlenreduktion der Chromosomen[1]).

Versuchen wir es nunmehr, den Sondercharakter der heterotypischen Teilung näher zu präzisieren, so stoßen wir hinsichtlich der tieferen Kausalität auf unüberwindliche Schwierigkeiten, während wir anderseits in Kontakt mit einem andern Problem der Zellkernforschung, nämlich der Individualität der Chromosomen, geraten. Tatsächlich kann man nicht ohne die Annahme einer gewissen Selbständigkeit oder vielleicht besser und neutraler ausgedrückt Kontinuität der Chromosomen, bzw. des Materials jedes Chromosoms, auskommen. Ich kann nicht hier auf die Individualitätsfrage in ihrem ganzen Umfange eingehen, muß aber betonen, daß Erscheinungen wie die relative oder absolute Konstanz

[1]) Was die von einigen Forschern vertretene »Faltungstheorie« anbetrifft, nach der die Reduktion durch gewisse Manipulationen in der späteren Prophase (»second contraction«) stattfinden würde, so habe ich sie bei eigner Untersuchung nicht bestätigen können. Auch die neuen Befunde ROSENBERGS (1909) sprechen entschieden gegen diese Theorie (vgl. auch GRÉGOIRE 1910 und mein Referat über eine Abhandlung von GATES im Archiv f. Zellforsch. Bd. VIII, 1912, S. 192).

der Chromosomenzahl, die chromosomenzähligen Caryosomen (S. 276), die getrennte Ausdifferenzierung der Chromosomen in der Prophase, die Reduktion der Zahl um genau die Hälfte völlig unverständlich wären ohne Annahme einer gewissen *Verschiedenheit* der Chromosomen und einer gewissen *Kontinuität* des Materials jedes Chromosoms. Näher will ich die Individualitätshypothese hier nicht präzisieren. Wir müssen aber noch einen Schritt weiter gehen und werden dann unwillkürlich an die Behauptung geleitet, daß die Fadenhälften bei der heterotypischen Teilung in irgendeiner Weise *verschiedenartig* sind und daß es nicht ganz unwahrscheinlich ist, daß wir es bei der Reduktionsteilung mit einer Trennung von Elternchromosomensubstanz zu tun haben. Das gestreifte Hypothesengebäude der Cytologie, das häufig so heftig angegriffen wurde, erscheint mir mit andern Worten nicht falsch konstruiert, obwohl es in den Einzelheiten modifiziert werden muß und unter keinen Umständen mit der Pangentheorie oder der Kernvererbungstheorie verbunden zu werden braucht.

Wir beschäftigten uns vorhin mit der *morphologischen* Verschiedenheit der heterotypischen und der typischen Prophase. Wir können es nunmehr als wahrscheinlich betrachten, daß eine *stoffliche Verschiedenheit* der Doppelfäden in den beiden Prophasen vorfindlich ist. Die Doppelfäden in der heterotypischen Prophase dürften nach dem oben Angedeuteten und nach der Ansicht der Mehrzahl der Cytologen aus qualitativ verschiedenen Komponenten aufgebaut sein, während in der typischen Prophase die Fadenhälften wenigstens in qualitativer Hinsicht ganz identisch sein müssen. Es geht jetzt hervor, daß die heterotypischen Doppelfäden aus einem *Paarungsvorgang* hervorgegangen sein *müssen*, denn eine *qualitative Spaltung* wäre höchst unwahrscheinlich: Die tatsächlichen Beobachtungen sprechen ja auch für einen Paarungsvorgang. Unter Umständen dürfte aber die Paarung gleichzeitig mit der Ausdifferenzierung der Chromosomen aus dem Gerüstwerk stattfinden, indem die kleinen sich lokalisierenden (S. 286) Gerüstwerkselemente sich aneinanderlegen. In diesen Fällen muß offenbar der Vorgang *morphologisch* der Chromosomenbildung in der typischen Teilung nach unsern Befunden sehr ähnlich werden. In der letzteren Teilung *können* die Doppelfäden sowohl durch Paarung identischer Elemente wie durch Spaltung homogener Elemente entstehen: Denn sie sind ja identisch. Welche von diesen beiden Möglichkeiten in der Wirklichkeit realisiert wird oder ob sie beide vorkommen, ließ sich nicht sicher entscheiden (S. 296). Eine *Spaltung* bei der Chromosomenanlage glaubten wir jedoch bisweilen annehmen zu müssen (S. 295). Anderseits steht theoretisch nichts im

Wege für die Annahme einer Paarung der kleinen zusammentretenden Caryotinelemente, obwohl diese hier gleichwertig wären. Denn die Paarungsvorgänge stehen nach dem, was man gefunden hat, in keiner näheren Beziehung zur Verschiedenwertigkeit der Paarlinge: Haben doch Němec und Strasburger bei Chloralisierungsversuchen gefunden, daß in didiploiden Kernen nur einfache Paare zu beobachten sind. Ferner beweist schon der Bau der Spiremschlingen in der typischen Prophase, daß eine Anziehung zwischen den Spalthälften vorfindlich ist, die erst in der Metaphase plötzlich aufhört und vielleicht in eine Wegstoßung übergeht. Wir können daher nicht umhin, eine Paarungstendenz innerhalb des vegetativen Chromosoms anzunehmen und es wäre daher nicht befremdend, daß diese Tendenz schon bei der Anlage eine Rolle spielte.

Paarungstendenzen können also auch bei qualitativer Übereinstimmung der gepaarten Bildungen auftreten. Mit »qualitativer Übereinstimmung« meinen wir hier stoffliche Übereinstimmung der Caryotinteile. Denn es leuchtet ein, daß eben die Attraktion zweier Körper energetische Verschiedenheiten oder einen energetischen Gegensatz zwischen ihnen voraussetzen muß. Ob diese energetischen Verhältnisse bei den Chromosomen chemotaktischer oder elektrischer oder einer andern Natur sind, kann allerdings nicht gesagt werden. So viel ist aber sicher, daß etwas Ähnliches für das Zusammenhalten der Chromosomenhälften verantwortlich sein muß, und, wie soeben erwähnt, ist es wahrscheinlich, daß diese Kräfte auch bei der Anlage der dualistisch gebauten Chromosomen tätig sind.

Die hier postulierten hypothetischen Kräfte sind nach meiner Meinung von ähnlicher Art bei der heterotypischen wie bei der typischen Teilung: Denn sonst wäre nicht die große Übereinstimmung der Mechanik dieser Teilungen zu verstehen. Die doppelt gebauten Chromosomen verhalten sich ja in beiden Fällen ganz gleich: Die Längsspalte pflegt im späteren Spiremstadium enger zu werden (vgl. S. 248), und in der Metaphase separieren die Hälften in derselben Weise. Ein Stadium wie die Diakinese berührt gar nicht das Verhalten der Paarlinge.

Wir sind somit zu der Auffassung geleitet worden, daß die Mechanik der typischen und der heterotypischen Teilung in den Hauptsachen dieselbe ist, daß mit andern Worten das Verhalten der Mutterchromosomen, bzw. Doppelchromosomen auf die Tätigkeit ähnlicher Kraftpaare zurückzuführen ist. Die Verschiedenheit der beiden Teilungen dürfte also vorwiegend in der Qualität des Materials, auf welche die caryokinetische Kraftkonstellation zu wirken hat, liegen.

In der heterotypischen Prophase werden zwei qualitativ verschiedene Caryotinsubstanzen zu einer Doppelschlinge gruppiert, während die Doppelschlingen der vegetativen Prophase aus stofflich identischen Hälften bestehen.

Es scheint mir, als ob der Widerspruch, der anfangs in dieser Deutung zu stecken scheint, nicht wirklich vorhanden wäre. Denn man mache sich doch klar darüber, wie groß die behauptete Verschiedenheit der Chromosomen ist. Nach dem vorliegenden Tatsachenmaterial zu urteilen, kann die stoffliche Verschiedenheit der Chromosomen kaum bedeutend sein. Es dürfte sich hier eher um spezielle Unterschiede in der feineren chemischen Zusammensetzung handeln. Jedenfalls sind diese Verschiedenheiten nicht so groß, daß nicht alle Chromosomen sich bei der Kernteilung in ganz derselben Weise verhalten. Sie werden alle doppelt angelegt und bei allen gehen die Hälften in der Metaphase und Anaphase auseinander; sie werden alle in der Telophase gespalten und aufgelöst und anastomosieren miteinander, so daß ein gleichförmiges Gerüst entsteht. Die behauptete Verschiedenwertigkeit der Chromosomen bedeutet mit andern Worten sehr wenig für die Mechanik der Mitose.

Der Unterschied zwischen heterotypischer und typischer Teilung — soweit es das Verhalten des Caryotins anbetrifft — wird also in letzter Instanz auf diejenigen Erscheinungen zurückgeführt, die die erste Anlage der Chromosomen bedingen. Diese Bedingungen sind uns völlig unbekannt. Wir können nur beobachten, daß in der heterotypischen Prophase die Anlage der Doppelschlingen in gewisser Hinsicht heterogen ist, während es in der typischen Prophase in derselben Hinsicht homogen ist. Wir können uns die Sache etwa in der Weise vorstellen, daß mit dem Beginn der Reifungsteilung eine neue Konstellation der inneren Bedingungen es veranlaßt, daß sich Partikeln verschiedener Chromosomensubstanz aneinanderlegen, daß mit andern Worten eine Paarungstendenz der Chromosomensubstanzen wachgerufen wird. In der Tat kommt diese Paarungstendenz bisweilen auch in den gewöhnlichen Teilungen fragmentarisch zum Ausdruck, wie Untersuchungen von Strasburger u. a. gezeigt haben. Wenn sich dann die Chromosomensubstanzen gepaart haben, sind die erwähnten Tendenzen »gesättigt«, das ersieht man auch aus den erwähnten didiploiden Kernen. Und eben diese Tatsachen lehren, daß die Paarung durch dualistische Kräfte oder Energiearten hervorgerufen wird, denn sonst könnten ja auch Gruppen mit mehreren Chromosomen entstehen.

Wir sehen somit, daß alle Tatsachen sich um diesen Punkt gruppieren, so daß die dualistische Verteilung des Caryotins ein fundamentales Problem

der Caryokinese wird. Wir haben in der speziellen Darstellung unsrer eignen Befunde auf den ausgesprochenen dualistischen Bau der Chromosomen der vegetativen Teilung hingewiesen und die obigen Ausführungen haben gezeigt, daß auch bei der heterotypischen Teilung die beobachteten Doppelfäden durch dualistisch wirkende Kräfte oder Energiearten bedingt werden. Wir haben auch gezeigt, daß diese dualistischen Kräfte eine ganz fundamentale Eigenschaft der Organisation des Kernes der höheren Organismen ist und daß sie ganz allgemein an das Chromosomenmaterial gebunden sind, ohne sich besonders um die kleinen stofflichen Verschiedenheiten der Chromosomen zu bekümmern. Und erweitern wir den Kreis der in Betrachtung gezogenen Tatsachen noch mehr, so finden wir, daß bei den niederen Organismen ebenfalls Längsspaltungen der fadenartigen Differenzierungen des Caryotins, bzw. Doppelfäden und gepaarte Bildungen vorkommen, daß aber hier dieser dualistische Bau häufig in keinem engeren Zusammenhang mit der Zweiteilung des Kernmaterials in der Metaphase steht. Bei dem Radiolar *Aucalantha*, bei *Ceratium*, bei *Noctiluca* hat man Längsspaltungen, bzw. Paarungen der in der Prophase faden- oder stäbchenförmigen Differenzierungen des Caryotins gesehen, ohne daß in der Metaphase eine Trennung der Hälften stattfindet. Man kann nach meiner Meinung aus diesen Tatsachen lehren, daß Spaltung und Paarung oder kurzweg dualistische Verteilung des Caryotins in seinen einzelnen Differenzierungen als eine Grundeigenschaft hervorgesprungen ist, ohne zunächst von dem caryokinetischen Mechanismus ausgenutzt werden zu können. Daß die Doppelheit der Prophasechromosomen unabhängig von der sogenannten Cytokinese erfolgt, wurde aus den Versuchen Marcella Boveris (1903) klar. Denn hier spalteten sich die Chromosomen, obwohl sie wegen E i n p o l i g k e i t der Kernteilungsfigur immer an der Stelle blieben.

Alle diese Tatsachen zwingen mit Kraft die Überzeugung hervor, daß die Längsspaltung der Chromosomen eine Erscheinung ist, die auf fundamentalen Eigenschaften des Caryotins beruht. Sie findet ja auch bei der verschiedenartigsten morphologischen Spezialkonfiguration des Chromosomenmaterials statt und sicher begründet muß sie sein, um aus dem Gewirr des Gerüstes in der Prophase die genaue Halbierung der Metaphasechromosomen hervorgehen zu lassen.

Eben weil die dualistische Verteilung des Materials jedes Chromosoms, jeder Prophaseuschlinge eine so fundamentale Eigenschaft des Kernes oder des Caryotins ist, kann man keinen streng durchgeführten Unterschied zwischen »Paarung« und »Spaltung« machen. Eine dualistische Verteilung wird ja in beiden Fällen erzielt, das Endresultat eines Paarungs-

vorganges und eines Spaltungsvorganges bleibt immer morphologisch dasselbe. Die dualistisch wirkenden Kräfte oder Energiearten sind ja wegen ihrer fundamentalen Bedeutung immer an das Material gebunden, wenn es sich in caryokinetischen Zuständen befindet und unsre Beobachtungen an Interphasen und Ruhezuständen mit längsgespaltenen Caryosomen und Doppelfädenschlingen haben außerdem gezeigt, daß auch ohne Bezug auf die Teilung die dualistischen Tendenzen zum Vorschein kommen können. Es scheint in der Tat, als ob keine besonders lokalisierten Caryotinansammlungen auftreten könnten, ohne daß ein Doppelbau angenommen wird, und eben daher kann man bei der vegetativen Teilung Gleichheitszeichen zwischen »Paarung« und »Spaltung« setzen, wenn es sich um die einzelnen Chromosomen handelt. Denn es leuchtet ein, daß die tätigen Kräfte, obwohl sie dieselben sind, eben weil sie dualistisch auftreten, sowohl eine Spaltung einer vorgebildeten Chromosomenanlage wie eine von Anfang an doppelte Anlage bewirken können. Es hängt dies ganz von dem Zeitpunkt des definitiven Aktivierens der dualistischen Tendenzen ab, und dieser Punkt ist für uns von ganz besonderem Interesse.

Nach unsern Erfahrungen treten — wie vorhin erwähnt — dualistische Anordnungen der Caryotinelemente in den verschiedensten Zuständen auf. Allem Anschein nach kommen aber die besprochenen Tendenzen erst bei der Caryokinese zu voller Entwicklung und es leuchtet ohne weiteres ein, daß sie nur hier ihren besonderen Zweck erfüllen. Im Ruhezustande des Kernes sind sie jedoch — wie soeben erwähnt — unter Umständen nicht ganz inaktiv, jedenfalls muß man aber behaupten, daß sie hier schwächer als in den Prophasen sind. Wir fanden ja niemals alle Caryosomen der typischen Ruhekerne gespalten oder doppelt. Aber ohne Zweifel kommt dieses fragmentarische Auftreten der dualistischen Tendenzen, oder Kräfte oder Energien, wie man sie nennen will, bei eintretender Prophase zur Anwendung. Sind aber die betreffenden Tendenzen in dem Ruhezustande ganz inaktiv, so kann oder braucht selbstverständlich das Chromosomenmaterial sich hier nicht dualistisch anzuordnen: Wir bekommen mit andern Worten keine gespaltenen oder doppelten Caryosomen zu sehen. Wenn nun in diesen Fällen die Prophase beginnt, werden die dualistischen Kräfte wachgerufen und sie beginnen dann natürlich auf das schon vorhandene Material zu wirken. Bei größeren Caryotinelementen finden daher wirkliche Spaltungen statt, wie wir es an den Caryosomen in vielen Fällen beobachtet haben. In dem Gerüstwerk beginnt sich aber gleichzeitig, wegen der in der Prophase herrschenden Bedingungen, das Caryotin in gewisse Züge anzuordnen und die dualistischen Kräfte bewirken es nun, daß bei diesem Lokalisationsvorgang das

Material in doppelten Reihen angeordnet wird: Die Gerüstwerkselemente werden mit andern Worten gepaart. Und nach der Hypothese haben wir es nur mit denselben energetischen Verhältnissen zu tun.

In ähnlicher Weise lassen sich nun die in der Telophase, bzw. Anaphase stattfindenden Spaltungen in Einklang mit unsrer Theorie bringen. Man kann ja die Sache so auffassen, daß die dualistischen Kräfte in der Caryokinese nicht ganz nach den morphologischen Vorgängen abgestimmt sind, daß sie mit andern Worten nach der Metaphase, wo sie ihren Zweck erfüllt haben, nicht ganz zurücktreten, sondern erst allmählich bis auf den Betrag in der Ruhe niedersinken. Gemäß ihrer oben gefolgerten allgemeinen Natur kommen sie auf die Tochterchromosomen in derselben Weise wie vorher auf die Mutterchromosomen zu wirken: Die letzteren erfahren eine Spaltung und bekommen ganz denselben Bau wie die Mutterchromosomen. Ihr weiteres Verhalten wird dem der Mutterchromosomen ähnlich, nur daß ihre Veränderungen in umgekehrter Reihenfolge verlaufen.

Bei kurzen Interphasen machen sich, wie wir gesehen haben, die dualistischen Tendenzen noch geltend, während sie bei längeren Ruhezuständen zum Teil inaktiv zu werden scheinen.

Die hier entwickelte Theorie des doppelten Baues der Chromosomen, Caryosomen und Schlingen scheint mir in einfachster und einheitlicher Weise die vielen Tatsachen in Zusammenhang zu bringen, ohne daß jedoch zu viele hypothetische Elemente eingeführt werden. Wir haben uns auch betreffs der letzteren zumeist mit leisen Andeutungen begnügt, denn selbstverständlich darf eine solche Theorie nicht sogleich in allen Teilen ausgearbeitet sein. Zur weiteren Verdeutlichung unsrer Intentionen ist aber noch in Kürze auf einige Punkte einzugehen.

Wir haben vor allem das Verhältnis zwischen typischer und heterotypischer Teilung etwas klarer zu beleuchten. Zuerst sei erwähnt, daß wenn im vorhergehenden in ganz allgemeinem Sinn, d. h. ohne irgendwelche Spezifizierung der Art, von dualistischen Tendenzen, Kräften oder Energiearten gesprochen ist, so wird damit selbstverständlich das Verhalten der einzelnen Chromosomen oder Chromosomensubstanzen gemeint. Wie sich die letzteren in der Ruhe und in dem morphologisch gleichförmigen Gerüst verhalten, ist allerdings recht unbekannt. Wie wir oben (S. 313) angedeutet haben, scheint man jedoch annehmen zu müssen, daß die Chromosomen eine gewisse Kontinuität besitzen, und diese Kontinuität dürfte vornehmlich eine stoffliche sein. In dieser mit Absicht etwas allgemeinen Meinung sprechen wir auch betreffs des Ruhezustandes von der Substanz der einzelnen Chromosomen.

Ein wichtiger Punkt ist nun dieser: Welche Beziehungen haben diese

innerhalb der Chromosomensubstanzen tätigen Kräfte zu den ausgesprochenen Paarungstendenzen in der heterotypischen Teilung? Unsre vorhergehenden Ausführungen haben eine Antwort hierauf gegeben. Wir haben nämlich vorher eine sehr weitgehende Identität der dualistischen Kräfte bei den vegetativen Teilungen und der Paarungstendenzen bei der heterotypischen Teilung behauptet. Wir wurden hierauf durch gewisse Deduktionen geleitet, die vornehmlich auf der übereinstimmenden Mechanik der beiden Teilungsarten und auf der Tatsache fußten, daß in didiploiden Kernen nur einfache Chromosomenpaare beobachtet werden. Die Identität dürfte aber nicht vollständig sein. Gehen wir weiter auf dem betretenen Wege, so werden wir auch auf die Behauptung geleitet, daß bei der heterotypischen Teilung zwei Momente wirksam sind, die zusammen den Sondercharakter dieser Teilungsart bestimmen. Spalten wir das eine ab, so erzielen wir in der Tat eine vollständige Identität in obiger Meinung. Das unterscheidende Moment ist die Anziehung verschiedener Chromosomensubstanzen. Diese Anziehung ist aber ebenfalls dualistisch.

Wir können nun ein etwas klareres Bild der betreffenden Phänomene bekommen. Den Chromosomen bzw. Chromosomensubstanzen ist ein Vermögen eigen, einander unter gewissen Bedingungen anzuziehen, und die Attraktionskräfte sind dualistischer Natur, denn es bilden sich immer nur Paare. Den Chromosomensubstanzen ist ferner ein ganz allgemeines Vermögen charakteristisch, sich dualistisch anzuordnen. Das letztere Vermögen kommt viel häufiger als das erstere zum Ausdruck. Beim Eintreten der heterotypischen Teilung wird aber dieses plötzlich wachgerufen, so daß sich verschiedene Chromosomensubstanzen statt identischer aneinanderlegen. Es bleibt nun zunächst Geschmackssache, ob man annehmen soll, daß die Tendenzen, die die Paarung der heterotypischen Chromosomen herbeiführen, auch während der ganzen Teilung tätig wären, oder daß sie nur die erste Paarung der Chromosomenanlagen bewirkten und dann von den andern auch in der typischen Teilung tätigen Kräfte abgelöst würden. Jedenfalls steht es fest, daß die beiden Arten von Tendenzen von dualistischer Natur und einander sehr ähnlich sind.

Dieses Verhältnis ist sehr interessant. Denn wir haben schon oben angedeutet, daß die Wahrscheinlichkeit für eine gewisse Verschiedenwertigkeit und Kontinuität der Chromosomen und für den Umstand spricht, daß in der Reduktionsteilung eine Paarung der Chromosomensubstanzen stattfindet. Von hier und zu der Annahme, daß die sich paarenden Chromosomensubstanzen von verschiedenen Eltern stammen, ist kein langer Schritt. Bekanntlich wird diese Annahme namentlich

von den Erfahrungen über die Kreuzungsverhältnisse und die Spaltung der Bastarde gestützt (vgl. 1910b, S. 297); außerdem spricht für dieselbe die erwähnte Kontinuität der Chromosomen zusammen mit der genauen Halbierung der Chromosomenzahl in der Reduktionsteilung.

Nehmen wir also vorläufig diese Hypothese von der Paarung der Elternchromosomensubstanzen oder -caryotine auf, so wird unsre Aufmerksamkeit auf das Verhältnis gelenkt, daß, wenn die Chromosomen, wie dies unter Umständen der Fall ist (vgl. 1912d), eine verschiedene und charakteristische Morphe besitzen, diejenigen in der Reduktionsteilung gepaart werden, die einander am ähnlichsten sind. Wenn man die erwähnte Hypothese macht, muß man in der Tat behaupten, daß die Chromosomensubstanzen in den somatischen Kernen dualistisch, d. h. in doppeltem Satz, vorkommen. Interessant ist nun, daß dieser durch die Fortpflanzungsverhältnisse geschaffene Dualismus des ganzen Caryotins — indem eine Hälfte vom Vater, eine Hälfte von der Mutter stammt — eine große Ähnlichkeit mit dem von uns nachgewiesenen Dualismus innerhalb der einzelnen Chromosomensubstanzen aufweist. Denn die Elterncaryotine — als Gesamtheit betrachtet — sind doch in der Regel einander sehr ähnlich, ja fast identisch: Sie sind meistens vielleicht nur hinsichtlich der Quantität verschieden, indem sie mutmaßlich etwas mit den »Eigenschaftspaaren« zu tun haben (vgl. 1910b, S. 298); es handelt sich jedenfalls um eine zwar bestimmte, aber im großen ganzen doch geringfügige Verschiedenheit.

Allein dadurch werden wir zu dem Schluß geleitet, daß die Chromosomensubstanzen, die in der heterotypischen Teilung gepaart werden, einander sehr ähnlich sind. Das, was gepaart wird, sind mit andern Worten die am meisten übereinstimmenden Substanzen.

Man kann nicht umhin, jetzt die große Übereinstimmung — in mechanischer Hinsicht — zwischen der typischen und der heterotypischen Teilung klar einzusehen. Und wir verstehen jetzt auch besser die große Ähnlichkeit der dualistischen Kräfte oder Energien in beiden Fällen. Man kann sogar als eine generelle Regel den Satz aufstellen, daß im Caryotin eine ausgesprochene Tendenz herrscht, ähnliche oder identische Chromosomensubstanzen dualistisch anzuordnen. Und vielleicht liegt in den erwähnten Verhältnissen der Schlüssel dazu, daß überhaupt eine heterotypische Teilung mit derselben Mechanik wie die typische Teilung möglich geworden ist.

Durch den soeben aufgestellten Satz werden die beiden Teilungsarten unter einen einheitlichen Gesichtspunkt gebracht, ohne daß jedoch

die fundamentale Verschiedenheit zwischen ihnen aufgehoben wird. Diese Verschiedenheit, die in der Qualität des Materials, das bei den caryokinetischen Vorgängen transportiert wird, liegt, dürfte durch das Eintreten einer besonderen Bedingungskonstellation am Beginn der heterotypischen Teilung zusammenhängen: Die Caryokinese wird mit andern Worten auf eine andre Bahn geleitet, die bestimmend für ihren weiteren Charakter wird. Vielleicht wird es der künftigen Forschung gelingen, die Bedingungen kennen zu lernen, die dieses temporäre Vikariieren der einen dualistischen Tendenzen für die andern bestimmen.

Noch ein Punkt dürfte einige Worte verdienen. Wenn wir von den »dualistischen Tendenzen« in ganz neutraler Weise gesprochen haben, so haben wir keine Vorstellungen über deren hypothetische Natur damit verbunden (S. 314), und wir haben auch keine Aussagen über deren Wirkungsweise gemacht. Tatsächlich muß diese recht kompliziert sein. Denn man muß einerseits eine Anziehung annehmen, anderseits beobachtet man ja keine Verschmelzung der einander attrahierenden Faden- oder Caryosomenhälften. Ob dies einfach mit Oberflächenspannung oder dergleichen physikalischen Verhältnissen zusammenhängt, oder ob man eine gleichzeitige Repulsion annehmen soll, muß dahingestellt bleiben. Das Gesagte weist aber darauf hin, daß die in Betracht gezogenen Verhältnisse sehr kompliziert sind, so daß unsre schwachen Versuche, sie zu erhellen, sich nur mit den einfachsten und meist hervortretenden Erscheinungen beschäftigen konnten. —

Die zweite Frage, die wir hier zu behandeln haben, nämlich die Variabilität der speziellen Konfiguration des Caryotins in den caryokinetischen Stadien, ist schon durch unsre Ausführungen in den vorhergehenden Kapiteln recht eingehend behandelt worden, so daß wir uns hier auf einige theoretisch wichtige Punkte beschränken können.

Im Anschluß an die vorstehenden Erörterungen über die dualistische Verteilung des Caryotins ist zuerst der Umstand zu erwähnen, daß die dualistisch wirkenden Kräfte oder Energiearten, von denen wir so viel gesprochen haben, an das Caryotin als Stoff gebunden sind, aber wenig durch den speziellen morphologischen Zustand desselben bestimmt zu werden scheinen. Denn wir haben ja gefunden, daß obwohl die Konfiguration des Caryotins, wie es z. B. bei *Vicia faba* besonders der Fall war, im Ruhezustand und Interphase sehr wechselnd ist, jedoch die fertigen Chromosomen immer in derselben Weise aussehen. Und alle sind immer und ausnahmslos längsgespalten, obwohl die Spaltungsvorgänge eben in den frühen Perioden verlegt sind. Und werfen wir einen Blick auf die Kernteilungsvorgänge im ganzen Reich der Organismen, so werden

wir lebhaft von der außerordentlichen Präzision, womit der dualistische Bau der Chromosomen ausgebildet wird, überzeugt. Denn die Morphologie der verschiedenen Stadien ist jedoch sehr wechselnd. Und alles dies ist darauf zurückzuführen, daß die Verhältnisse, die den dualistischen Bau bedingen, eine fundamentale Eigenschaft des Caryotins oder der Zellenorganisation im allgemeinen sind, während für die spezielle Konfiguration des Caryotins eine ganze Reihe von nicht überall in ähnlicher Weise auftretenden Faktoren verantwortlich ist. Die dualistischen Tendenzen haben auch gar nichts mit denjenigen Faktoren zu tun, die die Chromosomenzahl bestimmen: Denn die Chromosomenzahlen sind ja bei verschiedenen Individuen verschieden und auch in demselben Individuum sind sie nicht immer ganz konstant (vgl. 1912 d). Wir sehen somit, daß für den ganzen Komplex der Eigenschaften des Caryotins eine ganze Reihe von Faktoren in Frage kommt, die nicht gleichwertig und nicht immer koordiniert sind: Von diesen Faktoren ist sicher die Tendenz zu dualistischer Anordnung die konstanteste und fundamentalste; sie bildet ja auch den Angelpunkt der ganzen Caryokinese. Die andern sind in verschiedenem Grade fluktuierend und ganz besonders gilt dies für diejenigen, die die spezielle Konfiguration des Caryotins bedingen.

Daher kann eine morphologische Theorie des Entstehens der verschiedenen Konfigurationstypen niemals allen Tatsachen gerecht werden. Ansichten, die aus dem Boden der Pangentheorie hervorgesprossen sind, eliminieren sich selbst, seitdem sich die Theorie als falsch herausgestellt hat. Aber auch solche Theorien, wie die von Boveri oder von Grégoire (1903, 1906) entwickelten, sind nicht stichhaltig, wie wir es schon in dem vorhergehenden gezeigt haben. Denn tatsächlich liegen bei der Bildung des Gerüstwerkes in der Telophase oder dem Entstehen der Chromosomen in der Prophase etwas mehr als bloße morphologische Vorgänge vor. Die Chromosomen dürfen nicht nur wie die sich verästelnden oder zusammenziehenden Organismen betrachtet werden. Was wir beobachten können, ist nur ein äußerliches Schema, das morphologische Fazit aller derjenigen Erscheinungen, die in dem Betrieb der Zelle und des Kernes die Manipulationen bei der Caryokinese lenken. In der Telophase geschieht wirkliche chemische Auflösung des Caryotins gleichzeitig mit seiner morphologischen Zerkleinerung, und ebenso muß in der Prophase zumeist eine Caryotinsynthese stattfinden. Und weil so viele Faktoren hier zusammenwirken, weil chemische Umsetzungen, Oberflächenspannungsverhältnisse, Colloiderscheinungen, Konsistenz und andres mehr zusammen das Entstehen und Vergehen der Metaphasechromosomen bedingen, können diese beiden Prozesse der Chromosomenbildung und der

Gerüstbildung niemals vollständig durch ein morphologisches Bild wiedergegeben werden. Denn man würde dann schon die tatsächlich stattfindende Variation der Konfiguration nicht verstehen, während diese schon erheblich verständlicher wird, wenn man bedenkt, daß so viele Faktoren bei dem Entstehen eines speziellen morphologischen Entwicklungszustandes zusammenwirken. Denn von dem Zusammenwirken mehrerer nicht voneinander völlig abhängiger Faktoren wird eben im allgemeinen die Variation, wie der Begriff wissenschaftlich aufgefaßt wird, bedingt.

Und eben darin liegen die Grenzen der morphologischen Analyse, daß sie niemals die wahre Kausalität klarlegen kann, niemals das Lebendige wie es wirklich ist, nämlich unendlich wechslungsfähig, begreifen kann. Oder um ein Bild zu gebrauchen: Die »morphologische Kausalität« verhält sich zur wirklichen Kausalität wie eine plane Zeichnung zum Ding selbst.

Wir wollen uns daher nicht verleiten lassen, zu glauben, daß die Vorgänge der Chromosomen- und Gerüstbildung nur wie ein Einziehen oder Bilden von Pseudopodien und Anastomosen oder ein Aufblähen oder Verschwinden von kleinen Hohlräumen im Caryotin aufzufassen wären. Im Gegenteil, wenn wir hinter diesen recht einfachen morphologischen Vorgängen alle Faktoren des Stoffwechsels und der physiologischen Organisation der Zelle stellen, so können wir wenigstens in der Hauptsache verstehen, woher die Mechanik der Kernteilung immer nach demselben Prinzip konstruiert ist, obwohl die Einzelheiten so viel Wechselndes darbieten. Denn wenn viele Faktoren bei einem Komplex von Erscheinungen zusammenwirken, können diese Erscheinungen recht verschieden aussehen, wenn die Faktoren quantitativen Schwankungen ausgesetzt sind. Der Komplex wahrt zwar seinen Charakter, denn die Qualitäten sind immer dieselben. Die Caryokinese ist nun ein solcher Komplex von Erscheinungen, und die Morphologie der einzelnen Phasen ist wie ein Registrator, an dem wir das Fluktuieren in dem Betrieb ablesen können.

Dieses Fluktuieren hat aber Grenzen, so daß immer der fundamentale Charakter beibehalten wird: Die Chromosomen werden in der Prophase immer ausgebildet und sie sind ausnahmslos längsgespalten. Man könnte die Caryokinese mit der Entwicklung des ganzen Organismus parallelisieren: Denn der Organisation aller höheren Organismen sind gewisse Grundzüge gemeinsam, die bei normaler Entwicklung unfehlbar hervortreten (z. B. die Bildung von Fortpflanzungsorganen), während die Eigenschaften, die sich um diese Grundzüge gruppieren, außerordentlich verschiedenartig sein können.

Literaturverzeichnis.

Allen, Charles E. 1897. Über das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis usw. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX.

—— 1905. Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von Lilium canadense. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XLII.

Andrews, T. M. 1902. Caryokinesis in Magnolia und Liriodendron usw. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. XI.

Auerbach, L. 1891. Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen usw. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin. Bd. XXXV.

Balbiani, E. G. 1876. Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire. Comptes rendus de l'Acad. Paris. T. LVIII.

—— 1881. Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Anat. Anzeiger. Bd. LVIII.

Baranetzky, J. 1880. Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Zeitung.

Beneden, E. van. 1883. Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de Biologie. T. IV.

Beneden, E. van et Neyt, A. 1887. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. roy. Belg. Sér. 4. T. XIV.

Berthold, G. 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.

Bonnevie, Kristine. 1908. Chromosomenstudien I. Archiv f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1911. Chromosomenstudien III. Archiv f. Zellforsch. Bd. VI.

Boveri, Th. 1887. Zellenstudien I. Jena.

—— 1904. Ergebnisse über die Constitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

Davis, Br. M. 1909. Pollen Development of Oenothera grandiflora. Annals of Botany. Vol. XXIII.

Dehorne, Armand. 1911. Recherches sur la division de la cellule. I. Archiv f. Zellforsch. Bd. VI.

Digby, L. 1910. The somatic, premeiotic, and meiotic nuclear divisions of Galtonia candicans. Annals of Botany. Bd. XXIV.

Eisen, G. 1899. The chromoplasts and chromioles. Biol. Centralbl. Bd. XIX.

—— 1900. The Spermatogenesis of Batrachoceps. Journ. of Morphol. Vol. XVII.

Farmer, J. B. and Digby, L. 1910. On the Somatic and Heterotypic Mitosis in Galtonia candicans. Report of the British Assoc. Sheffield.

Fischer, A. 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.

Flemming, W. 1877. Beobachtungen über die Beschaffenheit des Zellkernes. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIII.

—— 1879. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. I. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVI.

—— 1880. Beiträge zur Kenntnis der Zelle usw. II. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIX.

—— 1881. Beiträge zur Kenntnis der Zelle usw. III. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XX.

—— 1882. Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.

—— 1891. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVII.

Fraser, J. and Snell, J. 1910. The vegetative divisions in Vicia faba. Annals of Botany. Bd. XXV.

Frisendahl, A. 1912. Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an Myricaria germanica. Kungl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. Bd. XLVIII. Nr. 7.

Gardner, Blanche. 1904. Studies on growth and cell division in the root of Vicia faba. Contributions from the bot. laborat. Pennsylvania. II.

Gates, R. R. 1908. A study of reduction in Oenothera rubrinervis. Bot. Gazette. Vol. XLIII.

Geerts, 1909. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana. Rec. Trav. Bot. Néerl. T. V.

Gehuchten, H. van. 1890. Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Ann. de scienc. nat. Bot. Sér. VI. T. XVII.

Georgevitsch, P. 1908. Zur Nucleolusfrage. Beih. z. bot. Centralblatt. Bd. XXIII.

Grégoire, V. 1906. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division somatique dans les cellules végétales. La Cellule. T. XXIII.

—— 1910. Les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule. T. XXVI.

Grégoire, V. et Wygaerts. 1903. La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes etc. La Cellule T. XXI.

Guignard, L. 1884. Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Ann. de sc. nat. Bot. Sér. VII. T. XIV.

—— 1885. Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Annal. de sc. nat. Bot. Sér. VI. T. XV.

Guttenberg, H. R. von. 1909. Cytologische Studien an Synchytrium-Gallen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLVI.

Heidenhain, M. 1907. Plasma und Zelle. Jena.

Herla, V. 1895. Etudes des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. de Biol. T. XIII.

Heuser, E. 1884. Beobachtungen über Zellkernteilung. Botan. Centralblatt.

Hof, A. 1898. Histologische Studien an Vegetationspunkten. Botan. Centralblatt. Bd. LXXVI.

Hottes, Ch. 1901. Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von Vicia faba. Dissertation. Bonn.

Janssens et Dumez. 1903. L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez Batrachoceps attenuatus etc. La Cellule. T. XX.

Karpoff. 1904. La caryocinèse dans les sommets des racines chez Vicia faba. Trav. de l'Inst. Agron. de Moscou.

Karsten, G. 1908. Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg. Flora. Bd. XCIX.

Korschelt, E. 1890. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. IV.

—— 1895. Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX.

Kowalski. 1904. La reconstitution du noyau et les chromosomes chez Salamandra maculata. La Cellule. T. XXI.

Lagerberg, T. 1909. Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Adoxa moschatellina. Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handlingar. Bd. XLIV.

LAIBACH, F. 1907. Zur Frage der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. XXII.

LAWDOWSKI, M. 1894. Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. Anat. Hfte. Bd. XIV.

LUNDEGÅRDH, H. 1909. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dikotyler Pflanzen. Svensk. bot. Tidskrift. Bd. III.

—— 1910 a. Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von Allium cepa und Vicia faba. Svensk. bot. Tidskrift. Bd. IV.

—— 1910 b. Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von Vicia faba. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLVIII.

—— 1912 a. Om protoplasmastrukturer. Svensk. bot. Tidskrift. Bd. VI.

—— 1912 b. Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. LXXX. Abt. I.

—— 1912 c. Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. LI.

—— 1912 d. Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Kernteilung. Unter Druck in COHNS Beiträgen zur Biol. d. Pflanzen. Bd. XIII. Breslau.

MALTE, M. O. 1908. Om cellkärnans byggnad hos Euphorbiaceerna. Bot. Notiser.

—— 1910. Embryologiska och cytologiska undersökningar öfver Mercurialis annua. Dissertation. Lund.

MANO, M. 1904. Nucléole et chromosomes. La Cellule. T. XXII.

MERRIMAN, MABEL. 1904. Vegetative cell-division in Allium. Botan. Gazette. Vol. XXXVII.

MIYAKE, K. 1905. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII.

MOTTIER, D. M. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX.

—— 1907. The Development of the heterotypic chromosomes in pollen-mother-cells. Annals of Botany. Vol. XXI.

—— 1909. On the prophase of the heterotypic mitosis in the embryosac-mother-cells of Lilium. Annals of Botany. Vol. XXIII.

NEMEC, B. 1899. Über die caryokinetische Teilung in der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII.

—— 1900. Neue cytologische Untersuchungen. Beitr. zur wiss. Bot. FÜNFSTÜCK. Bd. IV.

—— 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andre cytologische Fragen. Berlin.

OVERTON, J. B. 1905. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII.

PFITZNER, W. 1880. Über den feineren Bau der bei den Zellteilungen auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkernes. Morphol. Jahrb. Bd. VII.

RABL, C. 1885. Über Zellteilung. GEGENBAURS Morph. Jahrbücher. Bd. X.

RETZIUS, G. 1881a. Studien über die Zellenteilung. Biolog. Untersuchungen. Jahrg. 1.

—— 1881b. Zur Kenntnis vom Bau des Zellenkernes. Biol. Untersuchungen. Jahrg. 1.

ROSEN, F. 1896. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. VII.

ROSENBERG, O. 1899. Physiologisch-cytologische Studien an Drosera rotundifolia. Upsala.
—— 1904. Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora. Bd. XCIII.
—— 1909a. Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. Kungl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. Bd. XLIII. Nr. 11.
—— 1909b. Über den Bau des Ruhekernes. Svensk bot. Tidskrift. Bd. III.
—— 1909c. Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk. Bot. Tidskrift. Bd. 3.
SCHAFFNER, J. H. 1898. Caryokinesis in the root-tips of Allium. Botan. Gazette. Vol. XXVI.
SCHNIEWAND-THIES, J. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Septal-Nectarien. Jena.
SCHOTTLÄNDER, 1894. Beiträge zur Kenntnis des Zellkernes und der Sexualzellen bei Kryptogamen. COHNS Beiträge zur Biol. d. Pflanzen. Bd. VI.
SIJPKENS. 1904. Die Kernteilung bei Frittilaria imperialis. Rec. d. trav. bot. Néerl.
STRASBURGER, E. 1880. Zellbildung und Zellteilung. Jena. 3. Aufl.
—— 1882. Über den Teilungsvorgang der Zellkerne. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI.
—— 1884. Die Kontroversen der indirekten Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII.
—— 1888. Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich. Jena.
—— 1905. Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII.
—— 1907a. Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLIV.
—— 1907b. Apogamie bei Marsilia. Flora. Bd. XCVII.
—— 1909. Zeitpunkt zur Bestimmung des Geschlechts usw. Jena.
TELLYESNICZKY, K. 1902. Beiträge zur Theorie der Fixation usw. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LXII.
—— 1905. Ruhekern und Mitose. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LXVI.
WISSELINGH, C. VAN, 1899. Das Kerngerüst. Bot. Zeitung. I.
ZACHARIAS, E. 1895. Über das Verhalten des Zellkernes in wachsenden Zellen. Flora. Bd. LXXXI.
ZIMMERMANN, A. 1896. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind unter Benutzung eines LEITZ' hom. Imm. 1/16 und Compensationsoculare 6—18 gezeichnet. Bei der Reproduktion wurden sie auf zwei Drittel verkleinert.

Tafel XVII.

Fig. 1—4 von *Allium cepa*; Fig. 5—19 von *Vicia faba*. Fig. 1—11, 13—14*a* nach FLEMMING-, Fig. 12, 12*a* nach MERKEL-, Fig. 15—17 nach HERMANN-, Fig. 18 nach CARNOY-, Fig. 19 nach KAISER-Material. Fig. 12, 12*a* nach S.-G.-O., 13 nach Fuchsin-Toluidinblau, alle übrigen nach Hämatoxylinpräparaten.

Fig. 1. Periblemzelle mit ruhendem Kern. Darin sind Fäden und Klumpen zu beobachten, die z. T. längsgespalten erscheinen.

Fig. 2. Typischer Ruhekern aus dem Kalyptrogen, in optischem Schnitt gezeichnet. Fäden, Körnchen und schwach gefärbte Massen, die Körnchen enthalten.

Fig. 3. Ruhekern aus dem Periblem mit langgestreckten, unregelmäßigen und z. T. längsgespaltenen Klumpen.

Fig. 4. Kern in Interphase oder frühe Prophase mit einer längsgespaltenen Caryotinschlinge.

Fig. 5. 2 μ dünner Schnitt eines Ruhekerns aus dem Urmeristem am Rande des Periblems. Ein längsgespaltenes Caryosom.

Fig. 6. Zelle mit Ruhekern aus dem Plerom nahe dem Vegetationspunkt. Das Gerüst besteht aus vacuolisierten und durch Fäden verbundenen Scheiben. Wahrscheinlich ziemlich viel Artefakte.

Fig. 7. Zelle aus der Radicula eines während ein paar Stunden in Wasser aufgequollenen Samens. Im Plasma Nahrungskörper. Im gelappten Kern ein blasses Gerüst und dunkle Caryosomen.

Fig. 8. Typischer Ruhekern am Vegetationspunkt.

Fig. 9. Interphase am Vegetationspunkt.

Fig. 10. Interphase aus dem Kalyptrogen. Die radiäre Anordnung des Gerüstes ist vielleicht bei der Fixierung entstanden.

Fig. 11. Interphase am Vegetationspunkt.

Fig. 12. Ruhekern mit z. T. gespaltenen Caryosomen in zwei Schnitten.

Fig. 12*a*. Typischer Ruhekern aus dem äußeren Periblem.

Fig. 13. Periblemzelle. Kern in längerer Interphase. Zwölf zum Teil gespaltene und verlängerte Caryosomen. Gefärbt in Fuchsin-Toluidinblau.

Fig. 14. Typischer Ruhekern aus dem Blattstiel. Caryosomen von sehr verschiedener Größe und Gestalt (etwa 12 Stück).

Fig. 14*a*. Ein gleicher Kern mit etwa 15 Caryosomen. Zwei von denselben erscheinen längsgespalten.

Fig. 15. Häufig zu beobachtender Ruhekerntypus in Hermann-Präparaten.

Fig. 16. Interphase bzw. frühe Prophase oder späte Telophase.

Fig. 17. Am Vegetationspunkt. Gespaltene Caryosomen und vacuolige Scheiben.

Fig. 18. Typischer Ruhekern nach Carnoy-Fixierung.

Fig. 19. Typischer Ruhekern nach Kaiser-Fixierung.

Tafel XVIII.

Fig. 20—23, 34—40 von *Vicia faba*. Fig. 24—26 von *Cucurbita pepo*. Fig. 27 von *Ranunculus sceleratus*, Fig. 28 von *Gladiolus* sp. Fig. 29—33 von *Allium cepa*.

Fig. 20—23, 27—35, 37, 38, 40 nach Flemming-, Fig. 24—26 nach Kaiser-. Fig. 36, 39 nach Merkel-Fixierung.

Fig. 20. Zelle am Rande des Pleroms. Kern wahrscheinlich mit artifiziellem Gerüst versehen. Um diese Zelle lagen solche mit Kernen wie in Fig. 8, Taf. XVII.

Fig. 21. Pleromkern in Interphase oder frühe Prophase. Längsgespaltene und verlängerte Caryosomen und vacuolige Scheiben.

Fig. 22. Ruhekern im Plerom. Wahrscheinlich recht viel Artefakte.

Fig. 23. Interphase mit gespaltenen bzw. doppelten Caryotinschlingen, die Reste der Telophase-, bzw. Anfänge der Prophasechromosomen vorstellen.

Fig. 24. Typischer Ruhekern mit zum Teil gespaltenen Caryosomen (24 Stück).

Fig. 25. Frühe Prophase mit etwas verlängerten und durch Fäden verbundenen Caryosomen.

Fig. 26. Prophase mit Fäden und verlängerten Caryosomen.

Fig. 27. Ruhekern von *Ranunculus scelcratus* aus dem Antherengewebe.

Fig. 28. Ruhekern von *Gladiolus* sp. Große Nucleolen, aber sehr wenig Caryotin.

Fig. 29. Frühe Prophase mit zum Teil sehr deutlich doppelt gebauten Schlingen.

Fig. 30. a) Tangentialstück eines Prophasekerns. b) Tangentialstück eines Telophasekernes. Die Figur ist beabsichtigt, den übereinstimmenden Aufbau der Gerüste in den beiden Entwicklungszuständen zu demonstrieren. Die Schlingen (Chromosomen) des Telophasekerns (*b*) zeigen eine ebenso ausgeprägte Doppelstruktur wie diejenigen des Prophasekerns (*a*). S.-G.-O.

Fig. 31. Prophase mit Chromosomenschlingen, die auf längeren Strecken verfolgt werden können, sehr deutlich doppelt gebaut und zum Teil frei sind.

Fig. 32. Spiremstadium. Die Schlingen sind zum Teil artifiziell verschmolzen.

Fig. 33. Spirem-(Knäuel-)Stadium. S.-G.-O.

Fig. 34. Frühe Prophase mit doppelten Caryosomen, die mit parallelen Fäden verbunden sind.

Fig. 35. Frühes Spiremstadium mit sich ausdifferenzierenden Doppelfäden.

Fig. 36. Ein gleicher Kern bei andrer Fixierung. Hier sieht man auch gespaltene Caryosomen, von denen die Fäden ausgehen.

Fig. 37. Kern mit vielleicht artifiziellem Gerüst und zwei gespaltenen Caryosomen.

Fig. 38. Fragment eines Kernes in Prophase mit sich ausdifferenzierenden Doppelfäden und großem, doppelt gebautem Caryosom.

Fig. 39. Frühe Prophase mit verlängerten und zum Teil gespaltenen Caryosomen (ganzer Kern). S.-G.-O.

Fig. 40. Kern in Prophase aus einer langen Pleromzelle, ziemlich viel Artefakte.

Tafel XIX.

Fig. 41—46, 52, 53, 59—63 von *Vicia faba*, Fig. 49—51 von *Cucurbita pepo*, Fig. 47 von *Ranunculus sceleratus*, Fig. 54—58 von *Allium cepa*.

Fig. 41, 45, 46, 61 nach Hermann-, Fig. 42—44, 47, 52—59, 62, 63 nach Flemming-, Fig. 49—51 nach Kaiser-, Fig. 60 nach Merkel-Material.

Fig. 41—51, 54—59, 61—63 nach Hämatoxylin-, Fig. 52, 53 nach Fuchsin-, Fig. 60 nach S.-G.-O.-Präparaten.

Fig. 41. Kern in jüngerem Spiremstadium nach Hermann-Fixierung. Die Schlingen sind recht undeutlich und die Längsspaltung häufig verwischt.

Fig. 42. Pleromzelle mit Kern in Prophase. Ein paar deutliche Chromosomenschlingen.

Fig. 43. Pleromzelle mit Kern in Prophase. Gespaltene Caryosomen und Spiremschlingen.

Fig. 44. Eine gleiche Zelle in etwas späterem Stadium des Kernes.

Fig. 45. Ein jüngeres Spiremstadium nach Hermann-Fixierung. Die Chromosomenschlingen besitzen eine Vacuolenstruktur und die Längsspaltung ist ziemlich undeutlich.

Fig. 46. Ein gleicher Kern bei gleicher Behandlung, obwohl in etwas späterem Stadium. Die Längsspaltung kann hier recht gut beobachtet werden (vgl. Fig. 61).

Fig. 47. Spiremstadium bei *Ranunculus sceleratus*.

Fig. 49. Prophase bei *Cucurbita* mit verlängerten und zum Teil gespaltenen Caryosomen und ein fädiges Gerüst.

Fig. 50. Spiremstadium mit 24 an der Kernoberfläche belegenen Chromosomen.

Fig. 51. Telophase mit etwa 16 sichtbaren Caryosomen (Chromosomen) und zwei bis drei Nucleolen.

Fig. 52 *a* u. *b*. Zwei Schnitte einer Zelle mit Kern in Anaphase. Die Tochterchromosomen sind sehr deutlich längsgespalten. Aus einem sehr alten FLEMMING-Fuchsinpräparat. *Vicia*.

Fig. 53. Zwei Tochterchromosomen aus demselben Präparat. Die Längsspaltung ist sehr deutlich zu beobachten. *Vicia*.

Fig. 54. Telophase bei *Allium* mit innerer Vacuolisierung, Längsspaltung und seitlicher Verbindung der Chromosomen.

Fig. 55. Telophase. Der obere Kern ist besser konserviert als der untere. Die Chromosomen sind vacuolisiert und zum Teil längsgespalten.

Fig. 56. Rekonstruktion des Caryotingerüstes. Die erheblich aufgelösten Chromosomen sehen wie Doppelfäden aus.

Fig. 57. Ein gleiches Stadium. Die Chromosomen endigen frei, sind nicht mit den Enden verklebt.

Fig. 58. Sehr weit fortgeschrittene Rekonstruktion des Caryotingerüstes. Man kann jedoch noch gespaltene Chromosomenüberbleibsel beobachten. Dieses Stadium entspricht etwa der kurzen Interphase.

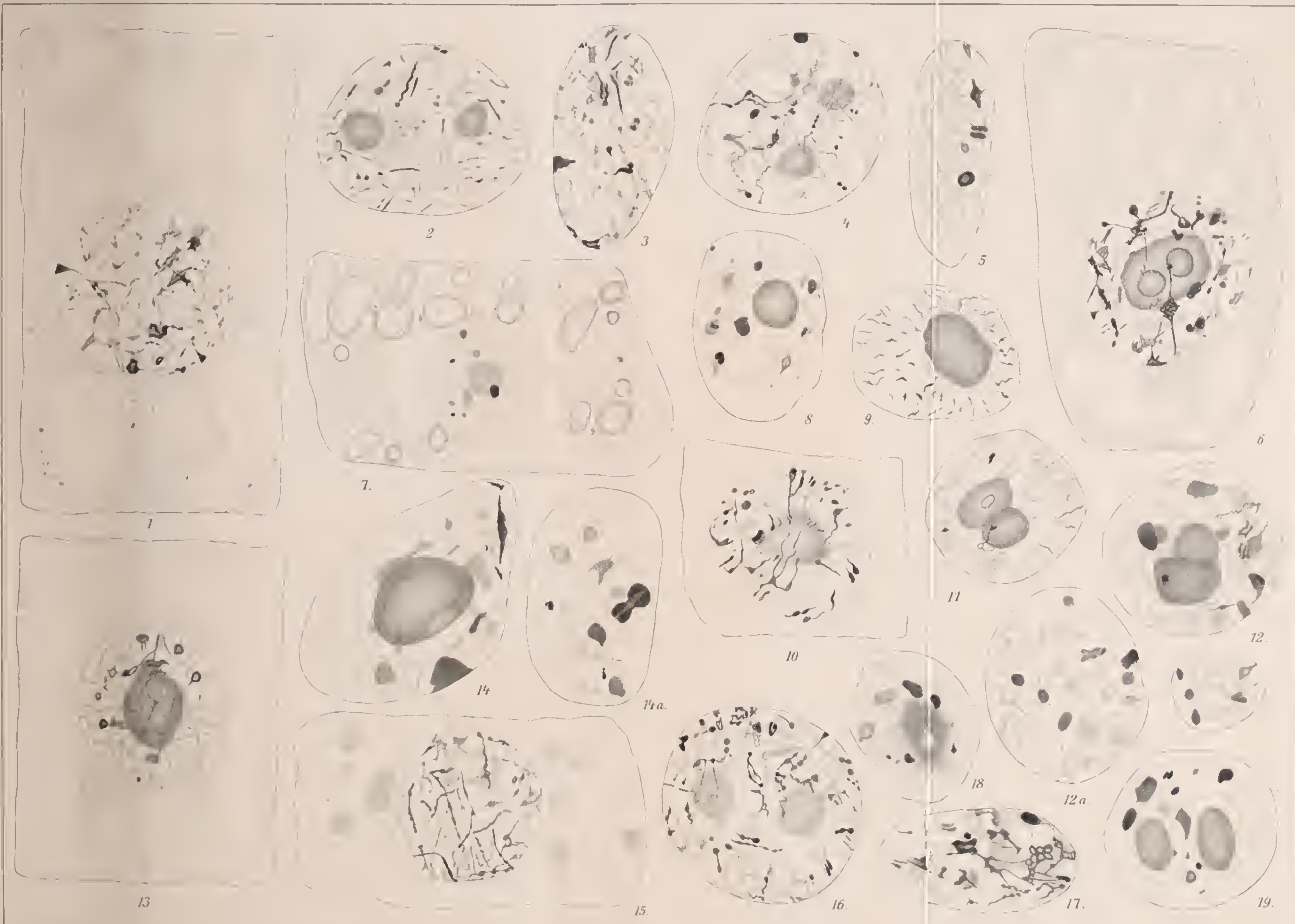
Fig. 59. Telophase bei *Vicia*. Die Zelle ist vielleicht abnorm, da die Scheidewand fehlt. (Vgl. S. 272.)

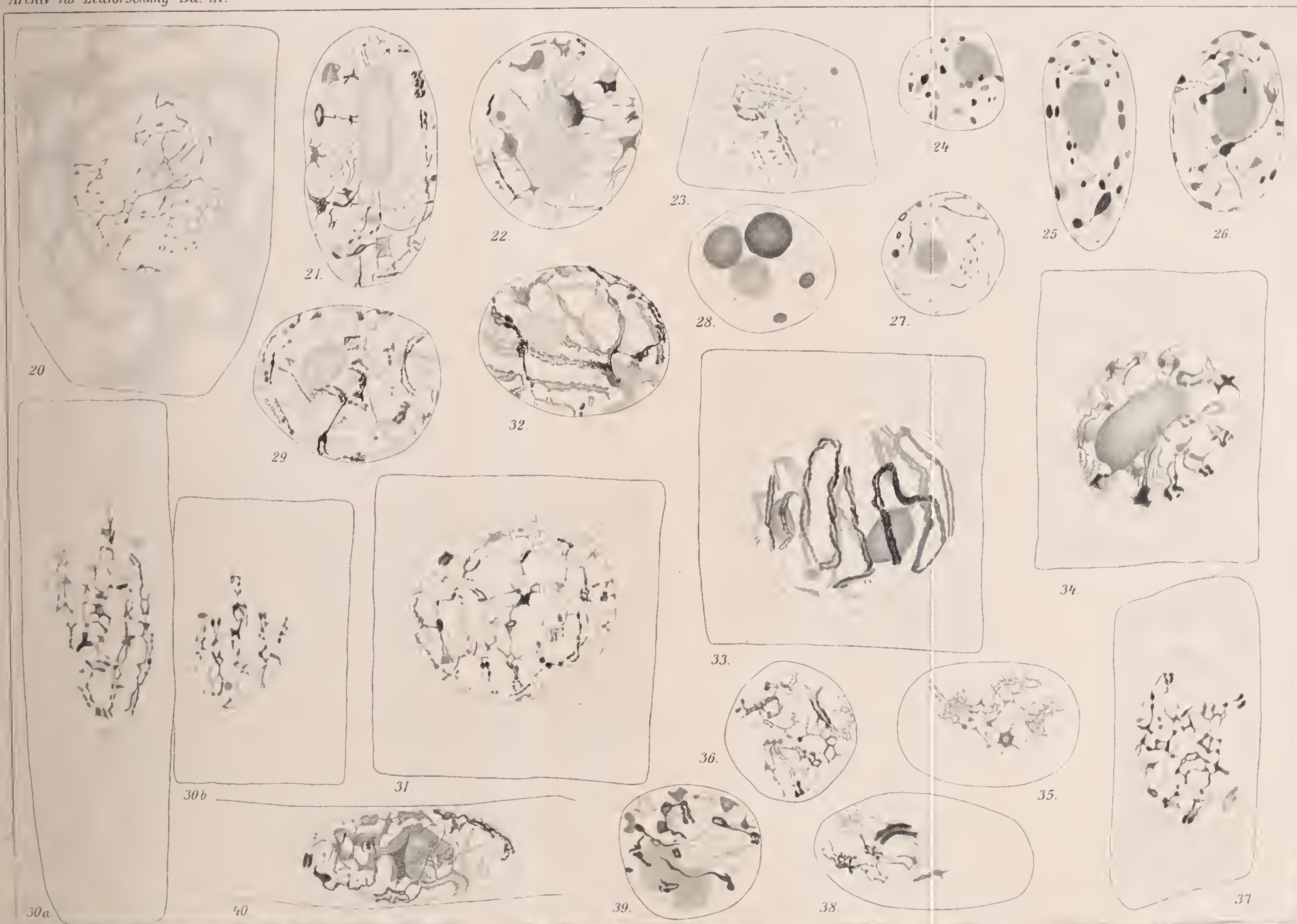
Fig. 60. Rekonstruktion des Tochterkerns. Die schon recht substanzarmen und anastomosierenden Chromosomen sind deutlich doppelt gebaut.

Fig. 61. Partie des Gerüstes eines Telophasekerns nach HERMANN-Fixierung. Die drei Chromosomen besitzen dualistischen Bau (vgl. Fig. 46).

Fig. 62. Spätere Telophase mit sehr deutlich gespaltenen Chromosomenschlingen.

Fig. 63. Noch späteres Stadium. Die Rekonstruktion ist sehr weit fortgeschritten, aber die gespaltenen, wie Doppelfäden aussehenden, Chromosomenüberbleibsel sind noch unterscheidbar. Man vergleiche die Interphase Fig. 23, Taf. XVIII.


1
2
3
4
5
6
7.
8
9.
10
11
12.
12 a.
13
14
14 a.
15.
16.
17.
18.
19.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



H. Lundegårdh gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Die Merogonie der Oenotherabastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries.

Von

Richard Goldschmidt

(München).

Mit 6 Textfiguren.

Im vergangenen Jahr veröffentlichte de Vries die Resultate seiner Untersuchungen über die Artbastarde von *Oenothera biennis* und *Oe. muricata*, Ergebnisse, die zum Eigenartigsten gehören, was die neuere Bastardlehre gezeitigt hat und die einem tieferen Verständnis die größten Schwierigkeiten bereiteten. Als ich vergangenen Sommer Anlaß hatte, mich mit diesen Fragen zu befassen, kam ich auf den Gedanken, daß sich die Ergebnisse von de Vries auf unerwartet einfache Weise erklären lassen, wenn eine Annahme, die ich machte, richtig ist. Diese Annahme aber ließ sich durch eine einfache cytologische Untersuchung prüfen, die ich vornahm und, wie gleich vorausgeschickt sei, mit dem erwarteten Erfolg. Es zeigte sich dabei, daß die Befunde von de Vries von grundlegendster Bedeutung für unsre cytologischen Grundanschauungen sind.

Auf meine Bitte hin hatte Herr Privatdozent Dr. Renner die große Liebenswürdigkeit, mir die nötigen Bestäubungen unter den üblichen Kautelen auszuführen. Ich danke ihm dafür auch an dieser Stelle herzlichst, ebenso auch meinem Privatassistenten Herrn E. Lindner für die Anfertigung der vielen Schnittserien.

Die grundlegenden Befunde von de Vries sind, wenn wir uns zunächst nur an das Hauptresultat halten, die folgenden. Kreuzt man *O. muricata* ♀ × *O. biennis* ♂, so erhält man einen patroklinen Bastard, der also dem Vater *biennis* sehr ähnelt, nur daß er in allen Eigenschaften einen mütterlichen Einschlag hat. In vier Generationen weitergezogen spaltete der Bastard nicht, blieb konstant. Wurde der reziproke Bastard gemacht, also *O. biennis* ♀ × *muricata* ♂, so war er wieder patroklin, also

jetzt *muricata*-ähnlich und blieb wiederum konstant. Nun kreuzte de Vries die beiden reziproken Bastarde miteinander. Dabei fiel wieder das Resultat verschieden aus, je nachdem welcher Bastard Mutter- bzw. Vaterpflanze war. Wenn die Mutterpflanze in der Formel immer voran geschrieben wird, so war die eine Möglichkeit

$$(biennis \times muricata) \times (muricata \times biennis).$$

Das Resultat waren ausschließlich Pflanzen, die in nichts von reinen *biennis* zu unterscheiden waren. Im umgekehrten Fall, also

$$(muricata \times biennis) \times (biennis \times muricata).$$

entstanden dagegen ausschließlich Pflanzen, die nicht von reinen *muricata* zu unterscheiden waren. De Vries schreibt die erstere Formel verkürzt $BM \times MB$ und nennt darin die von B eingenommene Stelle den peripheren Großelter, so daß dann in diesem Fall M den centralen Großelter darstellt. Die Bastarde aus den reziproken Bastarden nennt er die doppeltreziproken Bastarde und das gefundene Gesetz ließe sich dann kurz so ausdrücken, daß im doppeltreziproken Bastard die Eigenschaften des centralen Großelters völlig verschwinden.

De Vries erklärt seine Befunde so, daß in den Eizellen und Pollenkörnern nicht dieselben Eigenschaften vererbt werden und daß die, welche im Pollen vorhanden sind, nicht von den Eizellen übermittelt werden können und ebenso umgekehrt. »Die Merkmale des Großvaters können nicht durch die Mutter und diejenigen der Großmutter nicht durch den Vater auf die Großkinder übertragen werden.« Es gibt ein Pollenbild und ein Eibild, und so sind die reziproken Bastarde eigentlich Bastarde zwischen ganz verschiedenen Arten. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß diese Schlüsse mit vielen unsrer Grundanschauungen in unversöhnlichem Widerspruch stehen.

Mein Erklärungsversuch, der nun zunächst theoretisch durchgeführt sei, basiert auf einigen allbekannten zoologischen Tatsachen. Erstens ist es bekannt, daß sich Eizellen, denen ihr Kern fehlt, nur mit dem bei der Befruchtung übertragenen Samenkern normal entwickeln können. Man nennt das bekanntlich Merogonie oder auch gelegentlich männliche Parthenogenese. Zweitens ist es durch Baltzer, Herbst, Tennent u. a. uns bekannt, daß bei Seeigelbastardierungen im Laufe der Entwicklung früher oder später ein Teil der väterlichen Chromosomen oder sogar alle wieder aus den Kernen entfernt werden. In diesem Fall zeigen die Bastarde rein mütterliche Eigenschaften. Bei solchen Bastardierungen kommt es sicher aber auch vor, daß mütterliche Chromosomen zu-

grunde gehen (Herbst, Tennent), wenn es sichtlich auch seltener der Fall ist. Ich mache nun die Annahme, daß bei der Befruchtung der *Oenothera*-Arten durch Pollen einer andern Art, etwas Ähnliches stattfindet: nämlich daß die beiderlei Zellkerne sich nicht in einer Zelle vertragen und daß es in diesem Fall der väterliche Kern ist, der den mütterlichen von der Entwicklung ausschließt, also daß echte Merogonie stattfindet [1]). Mit dieser einfachen Annahme, deren Berechtigung dann zu erweisen ist, lassen sich aber die sämtlichen Angaben von de Vries mühelos und ohne jede weitere Hilfsannahme erkären; und das sei nun zunächst theoretisch ausgeführt.

Beginnen wir mit dem Grundversuch:

1. Die Bastarde $B \times M$ und $M \times B$ sind beide patroklin. Nach unsrer Annahme besitzt $B \times M$ *biennis*-Plasma und nur *muricata*-Kernsubstanz. Wenn wir auf dem Boden der herrschenden Auffassung stehen, daß die für die Vererbung entscheidenden Substanzen in den Chromosomen lokalisiert sind, so können wir nur väterliche Eigenschaften erwarten. Wenn sich aber trotzdem ein mütterlicher Einschlag im Bastard findet, so muß er durch den Einfluß des mütterlichen Plasmas bedingt sein. Für den reziproken Bastard gilt natürlich genau das gleiche, nur daß hier *muricata*-Plasma mit *biennis*-Kern vorliegt.

2. Diese beiden Bastarde spalten nicht, sondern züchten konstant weiter. Nach der herrschenden Auffassung, die ich teile, sind die Spaltungserscheinungen an die Chromosomen geknüpft. Da in den Bastarden ausschließlich die väterliche Chromosomengarnitur vorhanden ist, fehlt jede Vorbedingung für eine Spaltungserscheinung.

3. Der doppeltreziproke Bastard ähnelt ausschließlich dem peripheren Großelter, die Eigenschaften des centralen sind völlig ausgeschaltet.

[1]) Auf die Bastarde wäre also dann der gebräuchliche Begriff der faux hybrides anzuwenden, bzw. Fockes Bezeichnung Pseudogamie oder Batesons Monolepsis, wobei aber zu bemerken ist, daß letztere beiden wohl nur mit induzierter Parthenogenese, nicht mit Merogonie rechnen. Erstere scheint ja öfters vorzukommen, bei Schnecken, bei Orchideen und andern Pflanzen, ferner bei Echinodermen (Bateson, Focke, Lang, Millardet, Kupelwieser, Godlevski). Letztere könnte nach unsern bisherigen Kenntnissen nur bei den Millardetschen *Fragaria*-Bastarden vorliegen, von denen einige sich rein väterlich zeigten. Giard hat ja in der Tat diese Erklärung für Millardets Angaben vorgeschlagen. Strasburger konnte aber durch cytologische Untersuchung der von Solms-Laubach mit dem gleichen Resultat wie Millardet gezüchteten, völlig sterilen Bastarde feststellen, daß sie normale Bastarde sind, so daß es sich also hier nur um eine vollkommene Dominanzerscheinung handeln würde. Da Millardet selbst, wie mir Prof. Correns mitteilt, später seine Angaben nicht alle mehr aufrecht erhielt, verdienten seine *Fragaria*-Bastarde eine neue morphologische wie cytologische Untersuchung.

Also $(B \times M) \times (M \times B)$ gibt nur *biennis*-Pflanzen und $(M \times B) \times (B \times M)$ gibt nur *muricata*-Pflanzen. Nach unsrer Annahme muß bei Ausführung dieser Bastardierung folgendes stattfinden. $B \times M$ sei die Mutterpflanze. Sie besitzt *biennis*-Plasma mit *muricata*-Kernen. Sie wird befruchtet von $M \times B$, also Pollen mit *muricata*-Plasma und *biennis*-Kern. Nach der herrschenden Anschauung nimmt nur der Pollen kern an der Befruchtung teil. Es trifft also nun in reinem *biennis*-Plasma der *biennis*-Kern des Pollens auf den *muricata*-Kern des Eies. Nach unsrer Annahme soll jedesmal, wenn die zwei heterologen Kerne zusammentreffen, der väterliche den mütterlichen von der Entwicklung ausschließen. Der *muricata*-Eikern würde also von der Entwicklung ausgeschlossen und sie ginge vor sich mit einem *biennis*-Kern im *biennis*-Plasma. Das kann aber natürlich nur reine *biennis*-Pflanzen ergeben. Bei dem andern doppeltreziproken Bastard aber $(M \times B) \times (B \times M)$ liegt genau das gleiche Verhalten vor, nur daß hier sich der Bastard mit einem *muricata*-Kern im *muricata*-Plasma entwickelt und das Resultat kann daher nur eine *muricata*-Pflanze sein.

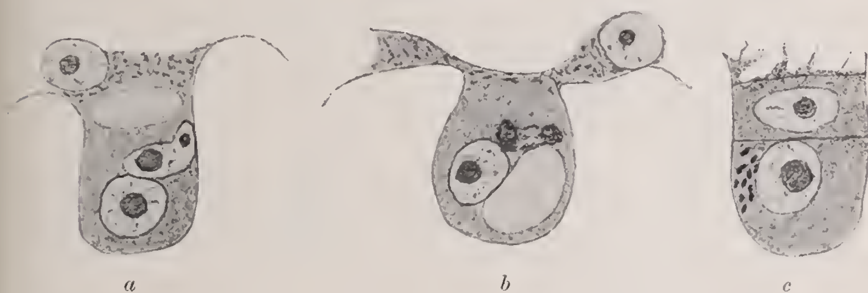
4. De Vries stellte auch die von ihm so genannten sesquireziproken Bastarde dar, indem er die reziproken Bastarde mit einem der reinen Eltern rückkreuzte, also $(M \times B) \times M$ und $(B \times M) \times B$, wobei also mit der Mutterpflanze rückgekreuzt wurde. Dabei wurde wieder der »centrale Großelter« ausgeschaltet und in ersterem Fall erhalten wir reine *muricata*-, im zweiten reine *biennis*-Pflanzen. Nach unsrer Interpretation kann das nicht anders sein. In beiden Fällen treffen wieder die heterologen Kerne zusammen, der mütterliche Kern wird ausgeschaltet und es kommen wieder zusammen in ersterem Fall *muricata*-Plasma mit *muricata*-Kern, im zweiten *biennis*-Plasma mit *biennis*-Kern.

5. Den umgekehrten Fall nennt de Vries die iterativen Bastarde. In diesem Fall geschieht die Rückkreuzung der Bastarde mit der Vaterpflanze; also $(M \times B) \times B$ und $(B \times M) \times M$, aber auch $B \times (B \times M)$, also alle Fälle, in denen bei dieser Schreibweise die peripheren Stellen von verschiedenen Formen eingenommen werden. Das Resultat war, daß diese Bastarde genau ihrem hybriden Elter gleichen, und die reine Form einflußlos blieb. Auch dies kann nach unsrer Interpretation nicht anders sein. Bei $(M \times B) \times B$ und allen ähnlichen Fällen befruchtet der *biennis*-Pollenkern ein Ei mit *muricata*-Plasma, aber auch *biennis*-Kern. Die Befruchtung muß also normal sein und eine Form sich entwickeln mit *muricata*-Plasma und *biennis*-Kern, also genau die gleiche Bastardpflanze wie die Mutter. Liegt aber die Kreuzung $B \times (B \times M)$ vor, so trifft wieder ein *muricata*-Pollenkern auf das reine *biennis*-Ei, der *biennis*-

Kern wird ausgeschaltet und das *biennis*-Plasma entwickelt sich mit dem *muricata*-Kern und auf diesem Umweg kommt also wieder die gleiche Pflanze $B \times M$ zustande, wie es hier der hybride Vater war.

Wenn unsre Deutung richtig ist, erklärt sie also die Tatsachen in der allereinfachsten Weise und gibt gleichzeitig das Recht zu sehr weittragenden allgemeinen Schlußfolgerungen. Die cytologische Untersuchung hat mich nun zu der Überzeugung geführt, daß dem in der Tat so ist. Es wurde dazu ausschließlich die Kreuzung *biennis* ♀ × *muricata* ♂ benutzt. Die Beweisführung konnte dabei übereinstimmend von verschiedenen Seiten her erfolgen. Ich bemerke noch dazu, daß die gesamten Untersuchungen nochmals auf breiterer Basis wiederholt und

Textfig. 1.



a *b* *c*

kontrolliert werden sollen, was aber am Hauptergebnis wohl nichts ändern wird.

1. Zu allererst richtet sich natürlich das Augenmerk auf den Befruchtungsvorgang bei dieser Bastardierung. Ich hatte nach den bekannten Ergebnissen an Seeigeln erwartet, daß der Befruchtungsvorgang normal verliefe, und dann in den ersten Furchungsteilungen die mütterlichen Chromosomen in irgendeiner Weise aus den Kernen bzw. Spindeln entfernt würden. Soweit ich bis jetzt sehen kann, ist das nicht der Fall. Es verläuft allerdings das Eindringen des Pollenkerns und die Ausbildung der beiden Vorkerne völlig normal, so daß von einer Beschreibung Abstand genommen werden kann. Das Stadium, in dem die beiden Befruchtungskerne nebeneinander liegen — der eine ist meist etwas kleiner — ist häufig festzustellen. Dann aber finde ich in einer ganzen Anzahl von Samen Stadien, wie sie in Textfig. 1 abgebildet sind. Der eine der beiden Vorkerne erscheint ganz normal, während der ihm dicht anliegende andre abgeplattet und verschrumpft aussieht (*a*). In andern Samen findet man neben dem normalen Kern einen zerfallenden Kern (*b*), in

dem noch die Reste der beiden Nucleolen deutlich hervortreten. Ich deute diese Bilder so, daß es sich hier um den degenerierenden weiblichen Vorkern handelt. Eine andre Interpretation ist kaum denkbar. Die Bestimmung des Stadiums ist leicht, da die Form des Eies, das Vorhandensein der großen Vacuole, die Erhaltung der Synergiden und die geringe Zahl von Embryosackkernen kein andres Stadium möglich erscheinen läßt. Die einzige Verwechslungsmöglichkeit wäre mit dem Zweizellenstadium gegeben (*c*), dessen Querwand ja vielleicht undeutlich sein könnte. Das ist aber durch die Lage der Synergiden ausgeschlossen, zwischen denen sich im Zweizellenstadium die basale Zelle hindurchschiebt, um die große kolbige Anfangszelle zu liefern. In dem abgebildeten Zweizellenstadium findet sich neben dem Kern der peripheren Zelle ein Körnerhaufen, der vielleicht den Rest des zerfallenden Kernes darstellen könnte. In manchen Embryonen findet man bis zum Sechszellenstadium derartige, oft noch massigere Ansammlungen, in andern fehlen sie aber schon bei zwei Zellen vollständig, so daß ich ihre Interpretation mit aller Reserve nur gebe. Überhaupt möchte ich diesen ganzen Punkt selbst so lange mit Vorsicht betrachtet wissen, bis die vorgesehene Nachprüfung alle Einzelheiten klarlegt. Vor allem ist mir die erste Furchungsspindel noch nicht zu Gesicht gekommen und gerade dieses Stadium ist ausschlaggebend. Erfreulicherweise liegen aber genügend weitere Indizien für die Richtigkeit meiner Argumentation vor.

2. Der entscheidende Punkt ist natürlich die Chromosomenzahl. Ist meine Annahme richtig, so muß wenigstens in jüngeren Embryonen die haploide Chromosomenzahl an Stelle der diploiden gefunden werden. Und das ist in der Tat der Fall. Schon die bloße Inspektion der Spindeln gibt den Eindruck, daß im Bastardembryo viel weniger Chromosomen vorhanden sein müssen als im Normalembryo. Die diploide Chromosomenzahl beträgt nach übereinstimmender Angabe aller Autoren 14 (Geerts, Gates, Davis). Im Bastard ist somit die Zahl 7 zu erwarten. Das frühste Stadium, auf dem mir eine Zählung in der Spindel möglich war, ist die erste Teilungsspindel der Basalzelle im Dreizellenstadium. Textfig. 2 gibt diese Spindel, die durch zwei Schnitte geht, wieder. An dem einen Pol, der ganz im ersten Schnitt liegt, ist die Zählung nicht ganz einwandfrei möglich. Aber man kann nur zwischen fünf bis acht Chromosomen schwanken, mehr sind gänzlich unmöglich. Die andre Tochterplatte dagegen zeigt auf das klarste in diesem Schnitt vier Chromosomen und ein angeschnittenes, im nächsten Schnitt aber zwei und zwei angeschnittene. Die pessimistischste Zählung könnte hier nicht auf die diploide Zahl kommen. In älteren Embryonen, vor

und während der Cotyledonenbildung, findet man dann natürlich zahlreiche Mitosen, so daß jedes Stadium beliebig oft beobachtet und mit dem entsprechenden der Normalform verglichen werden kann. Auch hier finde ich mit Sicherheit die haploide Zahl. Textfig. 3 gibt eine Serie ausgewählter Stadien vom ganzen Verlauf der Mitose aus Zellen der verschiedensten Gewebschichten und Größen, verschiedenen Embryonen entnommen, wieder, die alle mühelos die haploide Zahl erkennen lassen. Man kann im Einzelfall wohl schwanken, ob die Zahl 7 oder 8 beträgt, aber über 7 oder 14 kann nie ein Zweifel sein, wie mir auch alle Kollegen, denen ich die Präparate vorlegte, bestätigten. In Fig. 3*a* ist ein Pro-

Textfig. 2.



phasekern aus einem ganz jungen, zweizelligen Embryo abgebildet, in dem sich die Chromosomen als lange Doppelfäden ausbilden Die Zahl kann nicht wesentlich von 7 verschieden sein. Fig. 3*b* zeigt nun das Stadium, das stets als eines der maßgebendsten für die Zählung betrachtet werden muß, die späte Prophase. Sie sieht, so oft ich sie zu Gesicht bekam, so aus wie im abgebildeten Fall. Aus dem Kern, dessen Membran aufgelöst ist, treten sieben ungleichgroße, meist den Längsspalt zeigende Chromosomen in die Spindel ein und ordnen sich dann so an, wie es Fig. 3*d* von der Seite gesehen darstellt. Auch in solchen Bildern kann eine höhere als die haploide Zahl ausgeschlossen werden. Dann rücken die Längsspalthälften der Chromosomen etwas auseinander und vom Pole gesehen kommt das Bild Fig. 3*c* zustande. In diesem Fall kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß es sich um paarweise auseinanderrückende Spalthälften handelt. Trotzdem möchte ich die Auf-

merksamkeit eventueller Nachuntersucher gerade auf dieses Stadium lenken. Es ist merkwürdig, daß es gerade das Bild ist, das man am häufigsten trifft, und zwar sind dann oft die Chromosomenhälften etwas weiter voneinander entfernt als hier: dann aber hat man den Eindruck, 14 Chromosomen in der Äquatorialplatte zu sehen und in der Tat ist das Bild dann nicht wesentlich von dem einer normalen *biennis*-Zelle (Fig. 4)

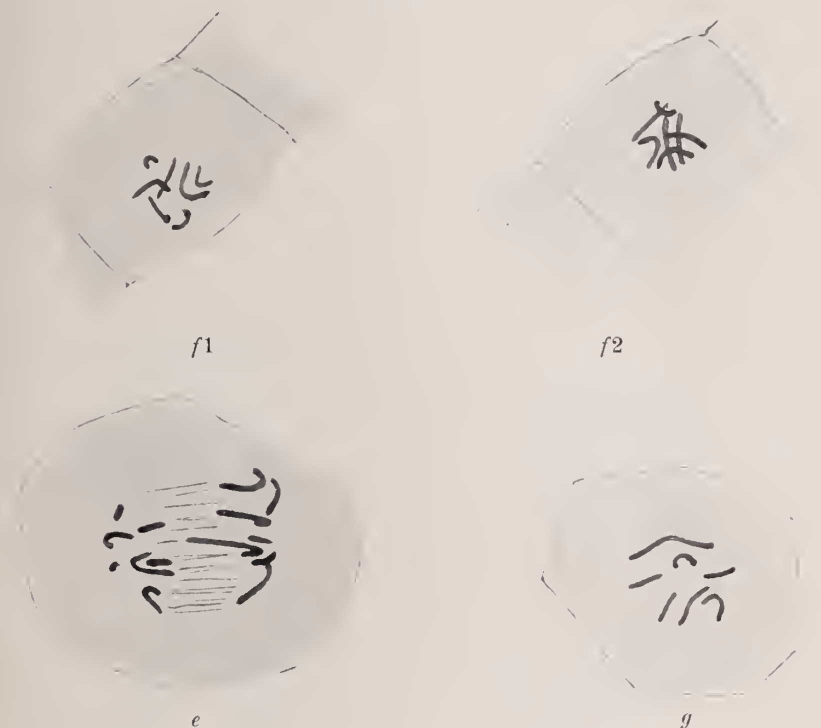
Textfig. 3.



verschieden. Denn daß hier 14 längsgespaltene Chromosomen vorliegen und dort nur einfache, kann leicht übersehen werden und bei *biennis* wird man vergeblich nach einem analogen Stadium mit 28 Elementen suchen. So hat mich selbst denn auch dies Bild oft schwanken lassen, bis ich seine Entstehung Schritt für Schritt verfolgen konnte. Entscheidend sind aber natürlich immer nur die Prophasen und die Telophasen, und wie erstere sieben Chromosomen zeigen, so ist das auch bei letzteren der Fall. In 3*e* sind die auseinanderrückenden Tochterplatten von der Seite gesehen wiedergegeben; die haploide Zahl ist mit Sicher-

heit festzustellen. Gerade in diesen Stadien ist auch der Vergleich mit den Normalpflanzen sehr lehrreich: Fig. 5 stellt nebeneinander das gleiche Stadium von etwa gleich großen Zellen beim Bastard und bei *Oe. muricata* dar. Der Unterschied zwischen dem kaum zu analysierenden Gedränge der 14 Chromosomen und dem relativ klaren Bild bei sieben Chromosomen springt auf den ersten Blick in die Augen. Auch vom

Textfig. 3.



Pol gesehene Telophasen geben kein anderes Resultat. In Fig. 3*f*, 1 u. 2, sind die beiden in verschiedenen Horizonten liegenden Tochterplatten einer Bastardepidermiszelle wiedergegeben, die auf der einen Seite völlig einwandfrei, auf der andern genügend deutlich sieben Chromosomen aufweisen. Das gleiche Stadium von einer Pleromzelle, bei der aber nur der eine Pol deutlich war, gibt Fig. 3*g*. An dem Vorhandensein der haploiden Chromosomenzahl im jungen Embryo kann also nicht gezweifelt werden.

Es erhebt sich nun allerdings die Frage, ob die haploide Zahl dauernd erhalten bleibt, oder ob die diploide Zahl in irgend einer Weise wieder-

hergestellt wird. Nach den zoologischen Ergebnissen über die künstliche Parthenogenese sind beide Möglichkeiten gegeben. Bei den Seeigeln bleibt die haploide Zahl erhalten (Boveri), bei den Mollusken wird die diploide hergestellt (Kostanecki) und bei Hymenopteren ist sogar die Verdoppelung der Chromosomenzahl nach der normalen Befruchtung wie bei normaler Parthenogenesis die Regel. Im vorliegenden Fall möchte ich mit aller Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die diploide Chromosomenzahl wiederhergestellt wird. In älteren Embryonen konnte ich in der Epidermis und in der subepidermalen Zellschicht Mitosen finden, bei denen die Chromosomenzahl mit größter Wahrscheinlichkeit mehr als sieben betrug, ja sogar wohl 14. Durch die oben erwähnte Neigung der Chromosomenspalthälften, in der Äquatorialplatte frühzeitig auseinanderzurücken und in diesem Zustand eine Zeitlang zu verharren, wäre in der Tat eine einfache Möglichkeit gegeben, durch nochmalige Längsspaltung die Zahl zu verdoppeln. Die

Textfig. 4.



Textfig. 5.



biennis × *muricata*. *muricata*.

definitive Entscheidung kann da aber erst die Untersuchung der Wurzelspitzen usw. des Bastards, sowie seiner Pollenbildung ergeben, die im nächsten Jahr nachgeholt werden soll.

3. Eine weitere Kontrolle der Richtigkeit unsrer Interpretation wird durch das von Boveri aufgestellte Gesetz gegeben, daß die Kern-

und Zellgröße der Chromosomenzahl ceteris paribus direkt proportional ist. Es sind daher wenigstens in den jungen Embryonalstadien beim Bastard nur $^1/_2$ so große Zellen und Kerne zu erwarten wie bei den Elternpflanzen. Ich hatte zuerst das Bastardmaterial untersucht und als ich dann normale *biennis*-Embryonen (natürlich nach der gleichen Vorbehandlung) vornahm, war ich gleich beim ersten Präparat erstaunt, wie viel größer die entsprechenden Stadien schon bei schwacher Vergrößerung erschienen. Erst dann kam mir der Gedanke, daß das nach dem Boverischen Gesetz so sein muß. Nachstehende Fig. 6 zeigt bei der gleichen Vergrößerung die drei im optischen Längsschnitt sichtbaren Zellen eines Sechszellenstadiums *a*) von *biennis*, *b*) von *biennis* × *muricata*.

Textfig. 6.



Es ist dazu zu bemerken, daß beim Bastardembryo die Kerne in Vorbereitung zur Teilung begriffen und damit in maximaler Größe sind, während im *biennis*-Embryo gewöhnliche Ruhekerne vorliegen. Vom Bastard wurde eher ein großer als ein kleiner Embryo — individuelle Schwankungen gibt es natürlich — ausgewählt und von der Normalpflanze ein mittleres Individuum[1]).

4. Bei der Betrachtung der Befruchtungsvorgänge wurde zwar wahrscheinlich gemacht, daß der eine der Vorkerne zugrunde geht, aber nicht weiter davon gesprochen, ob es nun wirklich der weibliche ist. Ich weiß nicht, ob es überhaupt möglich sein wird, dies bei der Art der betreffenden Bilder einwandfrei festzustellen. Es gehörte allerdings auch

[1]) Im Plasma des *Biennis*-Embryo sieht man Mitochondrien liegen. Solche finden sich in manchen Serien in sämtlichen Entwicklungsstadien reichlich vor und lassen sich hier leicht studieren.

geradezu absichtlicher Skeptizismus dazu, diesen Beweis für nötig zu erachten. Er läßt sich aber ja auch von andrer Seite her erbringen. Geht der weibliche Vorkern zugrunde, so dürfen in den Zellen des Bastards *biennis* × *muricata* ausschließlich *muricata*-Chromosomen vorhanden sein. Bei einer Verschiedenheit des Chromosomenbestandes beider Arten müßte das ja festzustellen sein. In den jungen Embryonen, die ich bisher ausschließlich untersuchte, scheint mir das in der Tat der Fall zu sein, und Kollegen, die ich bat, mich darin zu kontrollieren, stimmten mir zu. Die *biennis*-Chromosomen sind viel kürzer, kompakter, stabförmig, die *muricata*-Chromosomen dagegen schleifenförmig und schlank und zeigen wenigstens in der Äquatorialplatte beträchtliche Größendifferenzen. Vor allem tritt ein sehr großes und ein sehr kleines Paar häufig in die Erscheinung. In den Bastardzellen fällt jedermann sogleich die Unähnlichkeit mit den *biennis*-Chromosomen und die Ähnlichkeit mit den *muricata*-Chromosomen auf und in klaren Bildern tritt auch ein großes und ein kleines Chromosom auf (s. Fig. 3). Trotz dieser mir persönlich genügend erscheinenden Befunde, möchte ich aber zur definitiven Entscheidung noch die leichter zu analysierenden Bilder in erwachsenen Geweben abwarten.

5. Von großem Interesse wäre nun noch das Verhalten des Endosperms, da ja die Möglichkeit vorliegt, daß bei der Endospermbefruchtung der gleiche Prozeß stattfindet wie bei der gewöhnlichen Befruchtung. Ich habe den Einzelheiten bis jetzt noch keine größere Aufmerksamkeit zugewandt. Ich habe aber in Bastardembryonen hier und da bei den Endospermteilungen sieben Chromosomen gesehen, noch öfter 14 und manchmal unzählig viele. Auch diesem Gegenstand wird weiterhin Aufmerksamkeit zugewandt werden.

Überblicke ich die mitgeteilten Tatsachen, so erscheint mir die Richtigkeit meiner Annahme, die schon durch die außerordentliche Einfachheit, mit der sie allen Tatsachen gerecht wird, so wahrscheinlich erscheint, gesichert und die de Vriesschen Resultate ihrer Absonderlichkeit entkleidet. Dafür aber gewinnen die Untersuchungen von de Vries nach einer andern Seite hin eine ganz außerordentliche Bedeutung. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen: Sind meine Beobachtungen richtig — und bei der großen Tragweite des Gegenstandes halte ich selbst die nochmalige genaue Untersuchung, die bereits eingeleitet ist, für nötig —, so hat de Vries, ohne es zu beabsichtigen und ohne es zu vermuten, das experimentum crucis über die celluläre Grundlage der Vererbung angestellt. Der Bastard zeigte den Charakter des Vaters, dessen Kernsubstanz allein er besitzt:

die Anschauung, die im Kern den Hauptsitz der Vererbungssubstanzen erblickt, ist also erwiesen. Ist dieser Kern aber in einem andern Artplasma untergebracht, so erscheinen die Eigenschaften dieser Art ebenfalls und zwar die grobchemischen (Anthocyan) vollständig, die übrigen als Einschlag in das väterliche Artbild. Also nimmt das Plasma ebenfalls an der Vererbung teil. Welcher Anteil den beiderlei Bestandteilen zukommt, wird sich leicht analysieren lassen, sobald die ausführlichen Mitteilungen von de Vries vorliegen; deshalb sei hier nicht weiter davon gesprochen und nur darauf hingewiesen, daß in einem demnächst erscheinenden zusammenfassenden Aufsatz über Geschlechtschromosomen ich diesbezügliche Gedanken kurz entwickelt habe, die hier ihre schönste Bestätigung erfahren. Ferner liegt aber auch hier der beste Beweis nunmehr vor, daß die Mendelspaltung an den Chromosomenmechanismus geknüpft ist, denn die patroklinen Bastarde, die also nur eine Chromosomengarnitur besitzen, züchten konstant weiter. Endlich geht auch aus der Tatsache, daß das Resultat der Kreuzungen $(M \times B) \times M$ und $(M \times B) \times (B \times M)$ genau das gleiche ist, hervor, daß es gleichgültig ist, welches Plasma der Pollenschlauch enthält (im einen Fall *muricata*-, im andern Fall *biennis*-Plasma), es vielmehr nur auf den Kern ankommt, was für die Beurteilung gewisser moderner Vererbungshypothesen wesentlich ist. Alle weiteren Diskussionen werden am besten bis zum Erscheinen der ausführlichen Mitteilungen von de Vries aufgeschoben.

Zitierte Literatur.

Baltzer, F. Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklungs- und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellf. Bd. V. 1910.

Bateson, W. Mendels principles of heredity. Cambridge 1909.

Boveri, Th. Befruchtungs- und Entwicklungsmöglichkeit kernloser Seeigeleier. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. II. 1895.

—— Zellstudien V. 1905.

Davis, B. M. The reduction divisions of Oenothera biennis. Ann. Bot. Vol. XXIV. 1910.

Focke, W. O. Die Pflanzenmischlinge. Berlin 1881.

Gates, R. R. The stature and chromosomes of Oenothera gigas. Arch. f. Zellf. Bd. III. 1909. (Und zahlreiche weitere Arbeiten.)

Geerts, J. M. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana. 1909. (Und weitere Arbeiten.)

Giard, A. Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation. C. R. Soc. biol. Paris 1903.

Godlewski, E. Studien über Entwicklungserregung. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXXIII. 1912.

Herbst, C. Vererbungsstudien. Arch. f. Entwicklungsmech. 1906—1912.

Kostanecki, K. Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Arch. mikr. An. Bd. LXIV. 1904.

Kupelwieser, H. Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien. Arch. f. Zellf. Bd. VIII. 1912.

Lang, A. Fortgesetzte Vererbungsstudien. Zeitschr. ind. Abstammungsl. Bd. V. 1911.

Millardet, A. Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. soc. phys. nat. Bordeaux. T. IV. 1894.

Strasburger, E. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beitr. Heft 7. Jena 1909.

Tennent, D. H. The behavior of the chromosomes in cross-fertilized echinoderm eggs. Journ. Morphol. Vol. XXIII. 1912.

de Vries, H. Über doppeltreziproke Bastarde von Oenothera biennis L. und Oe. muricata L. Biol. Centralbl. Bd. XXXI. 1911.

Nettie Maria Stevens †.

By

Th. H. Morgan.

Miss N. M. Stevens graduated from Leland Stanford University in 1899 and received her Ph. D. at Bryn Mawr College in 1903. Her first published work "Studies on Ciliate Infusoria" appeared in 1901. She was forty years of age at this time. It is rare for one who begins his scientific work so late in life to attain in a few years such high rank as an investigator. In Miss Stevens's case this was made possible by her natural ability and devotion to her work, as well as by the liberality of Bryn Mawr College, which created for her a research professorship. Her investigations lay almost entirely in the field of cytology, and included not only extensive studies of the germ cells, but several papers on the histology of regenerative processes in planarians and hydroids.

Miss Stevens will be best remembered through her discovery in 1906 relating to sex determination. She found that the male of a beetle (*Tenebrio molitor*) produces two kinds of sperm, differing in that one half the sperms have a large chromosome and the other half a smaller chromosome. Two such classes of sperm were already known in certain other insects, and McClung had earlier suggested their connection with sex production. Miss Stevens discovered that the small chromosome is confined to the male line, while in the female its place is taken by the larger one. She drew the correct inference that since all unfertilized eggs are alike in their chromosomal content, therefore a female results from the fertilization of an egg by the sperm containing the larger chromosome, and the male by the sperm containing the smaller chromosome. A similar relation was discovered at the same time by Prof. E. B. Wilson.

During the following six years Miss Stevens extended her studies in this subject over a wide field. In 50 species of beetle she found a unpaired chromosome in twelve cases, and an XY pair in thirty-eight

cases, and in nine species of flies she found an XY pair of chromosomes. Such an extensive study will not seem superfluous when the reception of this important discovery in regard to sex is remembered, for the profound significance of the results were by no means generally appreciated, and it is not going too far to say that many cytologists assumed a sceptical or even antagonistic attitude for several years towards the new discovery.

Four papers dealing with the chromosomes in the life cycle of Aphids appeared in 1905, 1908, 1909 and 1910. The double number of paired chromosomes was found in the parthenogenetic cycle, and the reduced number in the sexual eggs and sperm. The parthenogenetic eggs were shown to give off a single polar body, the sexual egg two polar bodies. Miss Stevens denied at first the presence of an unpaired sex chromosome in the spermatogenesis, but later corrected this error. She failed to note, at first, that the male had fewer chromosomes than the female, but later recognized this difference. In her work on other insects she described both an end-to-end union of chromosomes, as well as a side-to-side pairing, but her work on the synaptic stages was far less complete and convincing than that on other parts of the germ-cycle. At the time of her death she was engaged in studies directed more especially to this difficult phase of gametogenesis.

She discovered in the Muscidae that the homologous chromosomes lie side by side in each spermatogonial and oogonial division, as well as before synapsis. Even in somatic division a similar pairing was found. In *Ceuthophilus* one to three supernumerary chromosomes were discovered, whose behavior in rest and in growth stages indicated, she thought, their probable relationship to the sex chromosomes (1912). Previously, she has found that the presence of supernumerary chromosomes in *Diabrotica* led to a variable number (with fixed limits however) of chromosomes in different individuals of the same species.

In the regenerative processes in the hydroid *Tubularia*, Miss Stevens found that the old tissues become remodeled into the new without undergoing any retrogressive changes, and a similar condition was found in Planarians. In *Sagitta* the true oviduct, previously overlooked, was described and its development, and that of the ovary also, were thoroughly studied.

Some interesting facts in regard to the color of the parthenogenetic and sexual forms of Aphids were recorded, but the study of the inheritance of these colors was not brought to completion, although certain possibilities were indicated.

Miss Stevens's experimental work was much less extensive. It included studies on the regeneration of hydroids and planarians. She performed the delicate operation of separating the centrosome from the rest of the karyokinetic figure with the eggs of the sea-urchin. The non-nucleated piece, with a centrosome but without a nucleus, was found not to divide further, confirming Boveri's conclusion that the centrosome alone is unable to bring about cell division.

Miss Stevens studied, at Professor Th. Boveri's suggestion, the influence of ultra-violet rays on the development of the eggs of *Ascaris*.

Miss Stevens's work is characterized by its precision, and by a caution that seldom ventures far from the immediate observation. Her contributions are models of brevity, a brevity amounting at times almost to meagerness. Empirically productive, philosophically she was careful to a degree that makes her work appear at times wanting in that sort of inspiration that utilizes the plain fact of discovery for wider vision. Her single-mindedness and devotion, combined with keen powers of observation; her thoughtfulness and patience, united to a well-balanced judgement, accounts, in part, for her remarkable accomplishment.

Thomas Harrison Montgomery †.

By

E. B. Wilson.

By the death of Professor THOMAS HARRISON MONTGOMERY, which took place at Philadelphia, March 19, 1912, America loses an investigator whose contributions especially to cytology have played an important part in the advances of the past fifteen years. He was born in New York, March 5, 1873. After studying at the University of Pennsylvania between 1889 and 1891, he continued his studies at the University of Berlin, where he received the degree of Ph. D. in 1894. In 1896 he became Assistant Professor at the University of Pennsylvania and in 1903 Professor at the University of Texas. In 1908 he was called to the University of Pennsylvania as Professor of Zoology and director of the Department of Zoology; and here the last two years of his life were largely given to the planning and construction of an admirable laboratory of zoology that was brought to completion only a few months before his death. He was a member of many scientific societies, an associate editor of the Journal of Morphology, and a trustee of the Marine Biological Laboratory at Wood's Hole, Mass.

Professor MONTGOMERY's published researches comprise upwards of eighty works, the wide range of which gives some indication of the breadth of his scientific interests. He was a thoroughly equipped general naturalist, well versed and always keenly interested in field zoology and comparative morphology; and a considerable number of his papers dealt with problems of animal behavior, anatomy and development. Among the animals that formed the subjects of these studies were birds, spiders, insects, rotifers, nemertines and nematodes; his observations on the habits of spiders, admirably carried out, are of especial interest. He

was the author of several more general contributions on evolution and phylogeny, of which the most important was his well known book entitled "Analysis of Racial Descent in Animals", published in 1906.

Montgomery's favorite studies were however in cytology; and his name is perhaps most widely known, at least outside his own country, for his work in this field. While extending over a wide range, these studies always centered in the problems of the chromosomes, to which he returned again and again in successive papers. He was an ardent advocate of the hypothesis of the individuality of the chromosomes, and of the reality of synapsis and the reduction-division, and contributed many important observations in their support. With him originated one of the most fundamental conclusions in this field of inquiry, namely, that the conjugation of chromosomes two by two in synapsis (earlier suggested by Henking) involves the union of each chromosome of paternal descent with a corresponding or homologous one of maternal descent, and that (in his words) "In synapsis we see the final process in the conjugation of the germ-cells, namely, the conjugation of the chromosomes". This conclusion, first stated in his work entitled "A Study of the Germ Cells of Metazoa" (1901) has become one of the central points of interest in recent cytological research. The evidence on which Montgomery based this all important result was indirect and therefore inadequate, for it was derived almost solely from a comparison of the size-relations of the chromosomes in the diploid and haploid nuclei; but much additional evidence in its favor was subsequently brought forward, by himself and other observers. Perhaps the strongest and most direct of this evidence is given by the history of those modified types of chromosomes to which Montgomery gave the name of "heterochromosomes" (1904) or "allosomes" (1906); and in their investigation he was, after Henking, the pioneer, though the discovery of their relation to sex-production was made by other observers. With Sutton, he was one of the first to urge the constancy and significance of the size-differences among the chromosomes, to recognize the fact that the chromosomes of the diploid nuclei may in some instances be paired off two by two according to their size, and to advocate the view that the two members of each pair are paternal and maternal homologues. He was the first to observe that an actual arrangement of the chromosomes in pairs sometimes exists in the diploid nuclei (1906) — a fact since established in a considerable number of cases — and he first maintained that such a grouping of the chromosomes is a general characteristic of the diploid nuclei (1906).

His work was characterized by exceptional originality and boldness-qualities that sometimes made his conclusions seem too far in advance of the actual data on which they were based. Gifted with remarkable powers of observation, he sometimes made mistakes in consequence of the wide field that he tried to cover; but in the frank recognition and correction of such errors he displayed an honesty of purpose that completely disarmed criticism. His winning and noble character won the regard and respect of his scientific colleagues.

Über die Plasmastrukturen (Mitochondrien, Golgischer Apparat u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden.

(Spermato- und Ovogenese.)

Von

Dr. Jan Hirschler,

Privatdozent der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der Universität Lemberg.

(Aus dem Zoologischen Institut an der Universität Lemberg, Direktor Prof. Dr. Józef Nusbaum.)

Mit Tafel XX—XXI.

Inhalt.

I. Einleitung.

Wie es wohl jedem Fachgenossen bekannt ist, würde in der histo- und cytologischen Literatur der letzten Dezennien kaum ein zweites Objekt zu finden sein, an welchem so viele neue Befunde von prinzipieller Bedeutung gemacht worden sind, wie eben an den Zellen der Ascariden. Eine lange Reihe von Untersuchungen van Benedens, Boveris, Carnoys, O. Hertwigs, Kostaneckis und Siedleckis, Erlangers u. a., die sich auf die Geschlechtszellen und die Embryonalentwicklung der genannten Tiere beziehen, haben uns eingehend über wichtige Probleme, von allgemein biologischem Werte, wie die Ovo- und Spermatogenese, speziell aber die Reduktions- und Centrosomfrage, wie auch das Verhalten der einzelnen Zellkomponenten während der Befruchtungs- und Furchungsvorgänge

unterrichtet. Auch das Studium der somatischen Elemente erwies sich für den Ausbau unsrer Kenntnisse über die Morphologie der Zelle als sehr fruchtbar, wobei nur an die Untersuchungen Apathys und Bütschlis zu erinnern ist. Es könnte nun vielleicht den Anschein erwecken, daß an einem Objekte, an welchem so viele vortreffliche Forscher gearbeitet und es so vielseitig ausgenutzt haben, kaum noch etwas Neues zu finden wäre. Dennoch steht es damit anders. Mit dem mächtigen Aufschwunge, der in den letzten Jahren auf dem Gebiete der Cytologie stattgefunden, tauchten immerfort neue Probleme und Hand in Hand damit neue Forschungsmethoden auf, die es wahrscheinlich machten, daß auch an Objekten, die schon oftmals untersucht wurden, noch so manches Neue zu entdecken wäre. Die Chromidien- und Mitochondrienlehre, wie auch die ganze Forschungsrichtung, welche sich mit dem Golgischen Apparate befaßt und die schon heute auf einem großen Tatsachenmateriale fußen, werden immerfort durch neue Befunde bereichert und weiter theoretisch ausgebaut. Man kann wohl schon heute mit einer gewissen Sicherheit behaupten, daß die Mitochondrien und der Golgische Apparat uns prinzipielle Bestandteile des Plasmas darstellen, die keiner Zelle zu fehlen scheinen, was mehrere Male für die ersteren seitens Bendas und Meves', für den letzteren seitens Golgis und Sjövalls hervorgehoben wurde. Auch die Chromidien, die zuerst R. Hertwig bei einigen Protozoen entdeckt hat, wurden hernach in den verschiedensten Zellen der Metazoen gefunden, so daß ihr weit verbreitetes Vorkommen gesichert erscheint. Anderseits wurde angestrebt, die erwähnten Forschungsangaben, die sich in manchen Punkten ziemlich schroff gegenüberstehen, miteinander, so weit dies möglich war, zu versöhnen, worüber Näheres in den Arbeiten Popoffs, Buchners, Duesbergs u. a. zu finden ist.

Meine Untersuchungen, die sich auf die Spermato- und Ovogenese der Ascariden beziehen, mögen vielleicht etwas zur Kenntnis dieser Strukturen beitragen. Zwar wurden die Mitochondrien schon seitens einiger Autoren in den Geschlechtszellen dieser Tiere gefunden, wie sie sich aber in den sämtlichen Stadien der Spermatogenese und Ovogenese verhalten, bleibt unbekannt. Da nun seitens Bendas, Meves', Duesbergs u. a. ihre Permanenz während der Entwicklung der Nematospermien (Waldeyer) bei verschiedenen Tieren festgestellt wurde, schien es mir interessant, sich bezüglich dieser Frage an einem Repräsentanten der Sphärospermien zu orientieren. Außer den Mitochondrien wurden ferner seitens Goldschmidts Chromidien in den Ovocyten beschrieben und ähnliche Angaben finden wir in den Arbeiten Marcus', Mayers und Romieus, in denen die Spermatogenese behandelt wird. Goldschmidt hatte bekanntlich

in verschiedenen somatischen Zellen der Ascariden strangförmige Gebilde gefunden, ihre nucleäre Herkunft angenommen und sie als Chromidien gedeutet; da ich nun dieser Deutung an einer andern Stelle entgegengetreten bin, hielt ich es für angezeigt, auch die Chromidien der Geschlechtszellen näher zu untersuchen. Drittens beabsichtigte ich sowohl in den weiblichen, wie auch in den männlichen Geschlechtszellen den Golgischen Apparat darzustellen, worin ich zu positiven Resultaten gelangt bin, die unsre Kenntnisse bezüglich dieser Struktur, welche, wie bekannt, zuerst seitens Sjövalls in den Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden wie auch Ovocyten der Wirbeltiere und hernach seitens Perroncitos in verschiedenen spermatogenetischen Stadien der Mollusken gefunden und als solche erkannt wurde, etwas zu vervollständigen imstande sind. Vor allem handelte es sich hier darum, eine Antwort darauf zu geben, ob der Golgische Apparat auch bei *Ascaris*, ähnlich wie bei *Paludina* (Perroncito), sich als eine permanente Struktur während der Spermatogenese und Ovogenese erhält und ob er, worüber bis jetzt keine sicheren Angaben vorliegen, im fertigen Spermatozoon und im vollkommen ausgewachsenen Ei vorhanden ist. Außer diesen drei Problemen, denen ich vor allem meine Aufmerksamkeit zuwandte, interessierte ich mich auch für die Genese der Glanzkugeln in den Spermatocyten und für die Entwicklung der Dotterkugeln in den Ovocyten. Über die Herkunft der ersteren wissen wir derzeit nichts Bestimmtes, da nun aber der Anteil der Mitochondrien am Aufbau der Dotterkugeln mehrseits behauptet wurde (Van der Stricht, d'Hollander, Lams u. a.), schien es gewissermaßen wahrscheinlich, auch für die Glanzkugeln eine ähnliche Genese, worüber eingehender in den folgenden Kapiteln berichtet wird, vermuten zu können. Schließlich habe ich mich auch über den Fettgehalt der Spermato- und Ovocyten orientiert und bin bezüglich dieser Frage zu ganz verschiedenen Ergebnissen wie v. Kemnitz gelangt.

II. Material und Methoden.

Meine Untersuchungen stellte ich größtenteils an den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen von *Ascaris lumbricoides* an. Die Tiere wurden den noch warmen Eingeweiden entnommen, im warmen Wasser (+35° C) ins Laboratorium gebracht, hernach öffnete ich sie entweder sogleich und brachte die herauspräparierten Geschlechtsorgane in verschiedene Fixiermittel, oder ich hielt sie einige Tage (2—3) in einem mit Wasser gefüllten Gefäße, welches auf einem Thermostaten, dessen Temperatur +58° C betrug, stand. In diesen ziemlich normalen Verhältnissen

schienen sie sich ganz wohl zu fühlen, was aus ihren lebhaften Bewegungen, die sie im Glase ausführten, geschlossen werden konnte. Nach dem dritten Tage starben sie gewöhnlich ab; um nun ein womöglich normales, noch nicht pathologisch verändertes Material zu den Untersuchungen zu gebrauchen, wurden nur Geschlechtsorgane von Tieren, die höchstens einen Tag in den erwähnten Bedingungen sich befanden, zur Fixierung verwendet. Die Geschlechtszellen solcher Tiere unterschieden sich in nichts von denjenigen, die Exemplaren, welche sofort nach dem Ankommen im Laboratorium verarbeitet wurden, entstammten.

Sowohl die männlichen, wie auch die weiblichen Geschlechtsorgane wurden in den meisten Fällen im Ganzen in die Fixiermittel gelegt, seltener in Stücke zerlegt und hernach konserviert. Auch bei der erst genannten Behandlung fand ich die Zellen gewöhnlich tadellos konserviert, was sich wohl aus der Form, welche den Genitalorganen der Ascariden zukommt, erklären läßt: sie haben, wie bekannt, die Gestalt von ziemlich dünnen Röhren, deren Durchtränkung auch seitens schwerer diffundierender Fixiermittel in kurzer Zeit bewirkt wird. Für Mitochondrien wurde im Altmannschen und dem nach Benda modifizierten Flemmingschen Gemisch konserviert. Sehr schöne Mitochondrienbilder liefert auch die Fixierung in einem Gemisch von 2% Osmiumsäure + 1% Chromsäure (Verhältnis wie bei Flemming), ohne jeden Zusatz von Essigsäure, wie auch in reiner Osmiumsäure (2%) nach mehrtägigem (2—3 Tage) Aufenthalte. Auch nach Behandlung mit Sublimat + 5% einer 2%igen Osmiumsäure kann man hernach sehr schön die genannten Strukturen in den Zellen darstellen. Gelegentlich liefert auch reines Sublimat in älteren Spermatocyten und Ovocyten, wie auch in den Furchungsstadien, ziemlich gute Dienste. Zur Darstellung der Mitochondrien im Schnitte bediente ich mich der allgemein gebrauchten Färbemittel (Alizarin-Kristallviolett, Säurefuchsin nach Altmann, Eisenhämatoxylin). Die färberischen Effekte hängen ganz natürlich davon ab, wie dies oder jenes Tinktionsverfahren angewendet wird. Speziell für die Altmannsche Färbung möchte ich erwähnen, daß mir die schönsten Bilder diejenigen Präparate gaben, an denen das Säurefuchsin nicht kalt mittels verdünnter Pikrinsäurelösungen (was neuerdings seitens Meves', Samssonows u. a. empfohlen wird) differenziert, sondern die mit konzentrierter wässeriger Pikrinsäurelösung (bei gleichzeitigem Erwärmen) behandelt wurden. Zur Darstellung des Golgischen Apparates wandte ich die Kopschsche Osmiummethode und die Sjövallsche Formalin-Wasser-Osmiummethode an. Die erstere erwies sich für die Geschlechtszellen von *Ascaris* weniger brauchbar, während es mir mittels der letzteren gelungen ist, die genannte

Struktur in den sämtlichen Stadien der Ovo- und Spermatogenese darzustellen. Wie schon SJÖVALL darauf hinweist, muß diese Methode fast für jedes Objekt anders modifiziert und allmählich ausprobiert werden. Nach einer Reihe von Proben, die resultatlos verliefen, erwies sich eine Modifikation für die Ovogenese als brauchbar und zwar bekam ich die schönsten Bilder nach 2,5stündigem Fixieren der Ovarialschläuche in 10%iger Formaldehydlösung, wonach die Objekte 1 Stunde im Wasser ausgespült und hernach in 2%ige Osmiumsäure gebracht wurden. Für das Erhalten des Apparates in den männlichen Geschlechtszellen mußte die Dauer der Vorfixierung in 10%iger Formaldehydlösung auf 3 bis 3,5 Stunden verlängert werden. Die in Osmiumsäure gelegten Objekte kamen hernach in einen Thermostat, der auf +25° C erwärmt war und wurden hier verschieden lang gehalten (10—18 Tage). Die schönste Schwärzung des Apparates zeigten diejenigen Objekte, die 12 Tage bei der genannten Temperatur fixiert wurden, während längeres Einwirken der Osmiumsäure eine Schwärzung des ganzen Plasmas herbeiführte und somit die Klarheit des Bildes schädlich beeinflußte. Ziemlich schöne Bilder gaben mir auch Objekte, die zwar kürzer (2 höchstens bis 3 Tage), aber dafür bei einer höheren Temperatur (+37° C) in Osmiumsäure verweilten. Auch von der GOLGIschen Arsenikmethode machte ich einige Male mit gutem Resultat Gebrauch, zog ihr aber angesichts dessen, daß bei ihrer Anwendung die Erhaltung andrer Zellenbestandteile oft zu wünschen ließ, doch die SJÖVALLsche Methode vor. Ähnlich wie PERRONCITO gelang es auch mir sowohl mittels der GOLGIschen wie auch mittels der SJÖVALLschen Methode neben dem Apparate auch die Mitochondrien in den Zellen darzustellen. Bei der Anwendung der SJÖVALLschen Methode in den beiden oben genannten Modifikationen, zeigen die Mitochondrien entweder keine oder eine geringere Schwärzung des Apparates, beträgt dagegen die Vorfixierung in Formalin 4—5 Stunden, so erscheint uns der Apparat zwar geschwärzt aber etwas verquollen, während die Mitochondrien ihr normales Aussehen bewahrt haben und eine intensive Schwärzung aufweisen. Zum Studium der Fettablagerungen eigneten sich vor allem gut die in FLEMMINGS Gemisch konservierten Objekte, wobei die Schwärzung der Fettgranula nach Einlegen in eine schwache Natriumsulfit-Lösung (nach den Angaben HEIDENHAINS) auch nach Einschluß der Schnitte im Balsam erhalten bleibt. Gute Dienste leistet in dieser Beziehung auch die O. SCHULTZEsche Osmium-Hämatoxylinmethode, mittels welcher oft eine Schwärzung der Mitochondrien zu erzielen ist. Für den Nachweis des Fettes wurde daneben kontrollweise die Fettponceau- und die Sudan III-Färbung sowohl am frischen wie auch am zerzupften

und in 10%iger Formaldehydlösung konservierten Material angewendet. Schließlich wurden mehrere Male Vitalfärbungen mittels Neutralrot unternommen, so wie es auch erwähnt sei, daß mit dem WEIGERTschen Fuchselin nach FLEMMINGS Gemisch eine elektive Färbung der Glanzkugeln, die oft durch die Mitochondrien stark verdeckt werden, zu erhalten war.

Neben den Geschlechtsorganen von *Ascaris lumbricoides* standen mir auch einige Ovarial- und Hodenschläuche von *Ascaris megalocephala*, die teils in FLEMMINGS Gemisch, teils in Sublimat + 5% Essigsäure fixiert wurden, zur Verfügung.

III. Spermatogenese.

1. Mitochondrien. In den Spermatogonien von *Ascaris lumbricoides*, die an meinen Präparaten als kleine, rundliche oder polygonale Zellen erscheinen, deren Größe den auf Fig. 2 abgebildeten jungen Spermatocyten fast gleich kommt, haben die im Plasma gelegenen Mitochondrien die Gestalt von kleinen Kügelchen, welche sich nach Fuchsin- oder Krystallviolettfärbung kontrastvoll vom lichteren Grunde abheben und eine gute Individualisierung aufweisen. Man findet sie gewöhnlich ziemlich unregelmäßig im ganzen Plasma, mit Ausnahme einer dünnen peripheren Zone, zerstreut, hie und da bilden sie ringartige Verdichtungen, die den Zellenkern ringsum umgeben, manchmal fügen sie sich an mehreren Stellen zu kleinen Häufchen zusammen, ohne ihre Granulaform zu verlieren. Verschieden von den intensiv gefärbten Mitochondrien, zeigt der Kern nach der erwähnten Behandlung eine lichte (nach Alizarin-Kristallviolettfärbung eine braungelbe, nach Fuchsin-Pikrinsäure eine graugelbe) Färbung, wobei überhaupt vom Chromatingerüst fast nichts zu sehen ist, was wohl auf seine homogene Fixierung, die durch die Osmiumsäure verursacht wurde, zurückzuführen ist. Nur die Nucleolen, die einen größeren Brechungsindex besitzen und die auch nach der Differenzierung sowohl das Fuchsin wie auch das Kristallviolett abgegeben haben, findet man einzeln oder zu zweien im Kern zu liegen. Solche Bilder, wie sie eben beschrieben wurden, lassen im allgemeinen nichts erkennen, was auf eine nucleäre Herkunft der Mitochondrien hindeuten könnte. Etwas andre Bilder geben uns Objekte ab, die in Sublimat + 5% einer 2%igen Osmiumsäure fixiert und hernach mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurden. Wir finden hier in den peripheren Partien des Schnittes die Mitochondrien schwarz auf hellem Grunde gefärbt, während uns der Kern fast farblos mit Ausnahme der Nucleolen, welche eine graue Tingierung zeigen, erscheint. Gegen die Mitte des Schnittes sehen wir außerdem noch das

Chromatingerüst in den Kernen geschwärzt, wobei oft, angesichts dessen, daß letzteres stellenweise an die Kernperipherie reicht, letzterer aber von außen schwarz gefärbte Mitochondrien anliegen, eine Täuschung hervorgerufen wird, als ob diese aus dem Kerninnern ins Plasma übergingen. Daß wir aber in diesem Falle tatsächlich nur mit einer Täuschung zu tun haben, scheint mir vollkommen klar aus den Bildern hervorzugehen, die nach Bendas und Altmanns elektiven Methoden zu erhalten sind, auf welche sich, wie mir scheint, eben wegen ihrer Elektivheit, die Deutung der in der Zelle angetroffenen Verhältnisse stützen muß. Ähnlich wie in der ruhenden Zelle, bewahren die Mitochondrien auch während der Teilungen, welchen die Spermatogonien unterliegen, ihre Granulaform. Fig. 2 zeigt uns zwei Spermatogonien, eine im Aster- die zweite im Diasterstadium. Das Bild stammt von einem Hoden, der mittels der Sjövallschen Methode behandelt wurde. Neben größeren, halbringförmigen Strukturen, von welchen später gesprochen wird, finden wir im ganzen Plasma kleine, mittels Osmiumsäure schwarz tingierte Granula, die uns die Mitochondrien darstellen. Sie zeigen hier keine spezifische Anordnung, befinden sich in einer gewissen Entfernung von den Kernspindeln und scheinen ziemlich gleichmäßig auf die Tochterzellen verteilt zu werden. Aus diesen Teilungen gehen die Spermatocyten der Wachstumszone hervor, die der lamellenförmig gebauten Rhachis, welche schon so oft seitens mehrerer Autoren (Hertwig, Wasilewsky, van Beneden, Julin u. a.) eingehend beschrieben wurde, aufsitzen. Fig. 2 und 5 stellen uns allerjüngste Spermatocyten der Wachstumszone dar. Fig. 5 stammt von einem Objekt, welches mittels der Bendaschen, Fig. 2 von einem solchen, welches mittels der Sjövallschen Methode behandelt wurde. Auf beiden Figuren finden wir im Plasma der Zellen die Mitochondrien in Form von kleinen Granula, die hauptsächlich im verjüngten Teile der Zelle, welcher sich an die Rhachis anheftet, zahlreich vorhanden sind, sich aber auch über das übrige Plasma ausbreiten. Ähnlich wie in den Spermatogonien, verhalten sich auch in den jungen Spermatocyten einerseits die Mitochondrien, anderseits der Kern den elektiven Mitochondrienmethoden gegenüber ganz verschieden, wobei sich erstere in den beiden genannten Stadien nach Fixierung in Sublimat-Essigsäure, überhaupt färberisch nicht darstellen lassen. Ebenso wie im Spermatocytenplasma findet man, nach Bendas und Altmanns Verfahren, zahlreiche Mitochondrien auch in den Rhachislamellen. Auch hier erscheinen sie als Granula, die entweder einzeln gelegen sind, oder größere und dichtere Anhäufungen bilden; nicht selten zeigen sie eine reihenartige Anordnung und könnten somit als Chondriomiten angesprochen werden. Da ich nun jetzt bei den jüngsten Spermato-

cyten der Wachstumszone bin, kann ich es nicht versäumen, gewisse Gebilde zu erwähnen, die teils den Rhachislamellen aufsitzen, teils ihnen eingelagert sind — ich meine die sogenannten Zwischenkörperchen, welche in der nämlichen Region des Hodenschlauches seitens mehrerer Autoren (van Beneden, O. Hertwig, Lameere, Mayer u. a.) beobachtet und sehr verschieden gedeutet wurden. Auf meinen Präparaten machen sie oft den Eindruck von kleinen Zellen, denen es nicht selten an Degenerationsmerkmalen fehlt und um die herum gewöhnlich größere Mitochondrienanhäufungen zu finden sind. Wie bekannt, wurden sie seitens van Benedens für gleichwertig mit den Richtungskörperchen, die während der Reifungsteilungen vom Ei abgegeben werden, angesehen, wobei auch der genannte Autor ihr Austreten aus den Spermatogonien zu beobachten glaubte. Nachdem nun seitens O. Hertwigs die Reifungsteilungen der männlichen Geschlechtszellen bei *Ascaris* richtig erkannt wurden, deutete sie letzterer als verkümmerte und degenerierende Spermatocyten. Neuerdings hat sich mit ihnen A. Mayer beschäftigt und sie als Chromidien bezeichnet, die vom Kern herstammen und hernach aus den Spermatocyten in die Rhachislamellen ausgestoßen werden sollen. Auch Marcus hat diese Gebilde bei *Ascaris canis* gesehen und sie samt den Cytophoren (was wohl unrichtig ist) als Zwischenkörperchen bezeichnet. Diesen Befunden gegenüber kann ich aus eigner Erfahrung folgendes angeben: Im Plasma der jungen Spermatocyten konnte ich neben den Mitochondrien, den Fettkugeln und dem Golgischen Apparate, von welchem später die Rede sein wird und welcher auf diesen Stadien mittels der gebräuchlichen Färbemittel überhaupt nicht darzustellen ist, sonst keine Gebilde, umsoweniger also auch ihr Austreten aus dem Kern, wie auch ihr Übergehen in die Rhachislamellen beobachten. Wie bemerkt wurde, fand ich bei *Ascaris lumbricoides* die Zwischenkörperchen in der erwähnten Beziehung zu den Rhachislamellen und ich möchte sie mit O. Hertwig als degenerierte, beziehungsweise degenerierende Spermatocyten ansehen. Dafür sprechen meines Erachtens ihr zelliges Aussehen, der Bau des in ihnen enthaltenen kugeligen Gebildes, dessen Kernnatur in den meisten Fällen nicht zu verkennen ist, so wie auch Übergangsstadien von den normalen Spermatocyten zu den weit in ihrer Degeneration fortgeschrittenen »Zwischenkörperchen«. Gegen die Chromidienelimination A. Mayers würde nun weiter auch dieser Umstand sprechen, daß sie an Zahl den normalen Spermamatocyten bei weitem nachstehen, was wohl mit der Annahme einer Chromidienelimination, die wohl sämtlichen Spermatocyten auf diesem Stadium zukommen würde, kaum zu vereinigen ist.

Nach diesem kurzen Exkurse kehren wir nun wieder zur Beschrei-

bung der Mitochondrien zurück. Fig. 3 zeigt uns etwas mehr ausgewachsene Spermatocyten der Wachstumszone. Die Mitochondrien haben auch hier ihre Granulaform behalten und sind entweder unregelmäßig im Plasma verstreut oder zeigen auch stellenweise eine reihenartige Anordnung. Das Bild auf Fig. 3 stammt von einem Objekte, welches nach der Sjövallschen Methode konserviert wurde, betrachten wir aber Präparate, die nach Benda vorbehandelt wurden, so ist schon an diesem Stadium, an geeigneten Stellen leicht zu erkennen, daß die reihenartig angeordneten Mitochondrien nicht frei im Plasma zu liegen kommen, sondern durch eine Substanz, die sich mittels Alizarin etwas dunkler färbt, miteinander verbunden sind, oder richtiger gesagt, man findet die Mitochondrien oft in dunkler tingierte Fädchen eingebettet, die meist um den Kern herum konzentrisch verlaufen und hier und da netzartig miteinander zusammenhängen. Derartige Bilder zeigen uns regelmäßig etwas ältere Spermatocyten, die nach der erwähnten Methode oder nach Altmann konserviert und gefärbt wurden. Auf Fig. 6 haben wir ein solches Stadium abgebildet: Wir finden hier sämtliche Mitochondrien dünnen Fädchen eingelagert, die den vorher erwähnten Verlauf aufweisen und miteinander teilweise verbunden sind. Die Gestalt der Mitochondrien hat sich auch ein wenig geändert, indem sie teilweise als runde Granula, teilweise als tonnenförmige Gebilde erscheinen. Erwähnt sei auch hier, daß auf diesen älteren Stadien nach Sublimat-Osmiumfixierung und Eisenhämatoxylinfärbung Bilder erhalten werden, die ein Auswandern der Mitochondrien aus dem Kern darzustellen scheinen. Für solche Bilder halte ich die bezüglich der Spermatogonien geäußerte Deutung aufrecht. Hervorheben möchte ich auch, daß sich die Mitochondrien der älteren Spermatocyten etwas anders gegen manche Fixiermittel verhalten, wie die der Spermatogonien und jüngsten Spermatocyten. Nach Sublimat-Eisessigfixierung bleiben sie in den letzteren nicht erhalten, während sie in den ersteren auch nach solcher Vorbehandlung, obwohl etwas gequollen, vorhanden sind, was auf einen chemischen Metabolismus hindeuten würde. Betrachten wir nun weiter ein älteres Stadium, wie es uns Fig. 4 zeigt, so erscheinen uns die Mitochondrien wiederum in derselben Gestalt, wie vorher; sie sind auch hier dunkler gefärbten Fädchen eingelagert, was auf der genannten Figur, weil sie nach einem Sjövallschen Präparate abgebildet wurde, nicht zu sehen ist. Auf diesem Stadium scheint sich auch in vielen Zellen die Zahl der tonnen- und stäbchenförmigen Mitochondrien den kugelrunden gegenüber vergrößert zu haben. Wie diese Gestaltsveränderung zustande kommt, ist ziemlich schwer zu entscheiden. Angesichts dessen, daß die kugeligen Mitochondrien oft

in Reihen äußerst nahe beieinander zu liegen kommen, würde ich mir die stäbchenförmigen als durch ein Zusammenfließen einiger kugeligen entstanden vorstellen. Dafür sprechen auch manche Gründe, die sich aus dem Studium älterer Spermatocyten ergeben: Fig. 4 stellt uns zwei vollkommen ausgewachsene Spermatocyten dar, die vor der ersten Reifungsteilung stehen; ihrer Größe nach gleichen sie dem jüngeren Spermatocyten auf Fig. 4, ihr Alter wird deutlich durch das reichliche Vorhandensein der Glanzkugeln, deren Genese im folgenden behandelt ist, dokumentiert. Fast sämtliche Mitochondrien haben eine Stäbchenform angenommen und die meisten von ihnen, einige wenige ausgenommen, erscheinen den Glanzkugeln angeschmiegt. Wenn wir nun die Stäbchenmitochondrien dieses Stadiums mit den meist noch granulaförmigen Mitochondrien auf Fig. 4 vergleichen, so erscheinen uns erstere geringer an Zahl, was wohl vielleicht zugunsten unsrer, die Genese der Stäbchen betreffenden, Annahme zu sprechen scheint. Wir konnten auch das Verhalten der Mitochondrien an allen Übergangsstadien, die von dem auf Fig. 4 bis zu dem auf Fig. 7 abgebildeten Stadium führen, beobachten und das allmähliche Auftreten der stäbchenförmigen an Stelle der kugelförmigen wahrnehmen. An einem der Spermatocyten, der auf Fig. 7 zu sehen ist, erscheinen uns sämtliche Mitochondrien als Stäbchen, die den Glanzkugeln eng anfliegen und deswegen eine bogenartige Krümmung zeigen. Frei zwischen den Glanzkugeln gelagerte Mitochondrien findet man in Spermatocyten, die knapp vor den Reifungsteilungen stehen, überhaupt nicht. Ob auch in diesen Stadien die Mitochondrien dünnen Fädchen eingelagert sind, was an jüngeren Stadien deutlich zu beobachten war, kann angesichts der Fülle von Glanzkugeln, die sehr nahe beieinander zu liegen kommen, kaum mit Sicherheit entschieden werden. Fig. 9 stellt uns eine Zelle während der ersten Reifungsteilung dar. Die Kernspindel besitzt an einem Ende ein Centrosom, an dem andern schon zwei, worin eine Vorbereitung zur zweiten Reifungsteilung gegeben ist. Nach Bendas Methode erscheinen die Centrosomen als runde dunkle Kügelchen, an denen das Centralkorn nicht färberisch hervortritt. Auch über die Chromosomen, deren Schilderung außer dem Rahmen meiner Arbeit liegt, geben die Benda-Bilder keine deutlichen Aufschlüsse, denn das Alizarin färbt die Chromatinelemente schwach und wenig kontrastvoll. Die Gestalt der Mitochondrien, wie auch ihre innige Beziehung zu den Glanzkugeln blieb erhalten, nur erscheinen sie hier deutlich auf das Centrosom centriert und liegen mit ihren Längsachsen in der Radienrichtung. Polstrahlen, die vom Centrosom peripherwärts ausgehen würden, konnte ich während der Reifungsteilungen in Übereinstimmung mit den Literaturangaben,

nicht beobachten. Auf Fig. 8 haben wir ein Asterstadium von der zweiten Reifungsteilung dargestellt. Das Bild gleicht dem vor kurzem geschilderten so sehr, daß eine besondere Beschreibung überflüssig erscheint. Im ganzen erscheint die ganze in Teilung begriffene Zelle kleiner, wodurch die Spermatocyten der zweiten Reifungsteilung von diesen der ersten, wenn beide in einem Schnitte auftreten, leicht zu unterscheiden sind. Die junge Spermatide, die aus der zweiten Reifungsteilung hervorgeht, zeigt uns die Mitochondrien wiederum in Stäbchenform und eng den Glanzkugeln angeschmiegt; wie vorher auf das Centrosom, sind sie jetzt alle auf den Kern, der uns als ein dunkles mittels Alizarin gefärbtes, in der Zellenmitte gelegenes Kügelchen erscheint, centriert. Nun beginnen sie allmählich ihren Kontakt mit den Glanzkugeln zu verlieren und erscheinen uns wiederum als rundliche Granula. Wie diese Wandlungen vor sich gehen, ist ziemlich schwer den Präparaten, wenn auch alle Übergangsstadien vorliegen, abzulesen. Meiner Ansicht nach würde es sich an unserm Objekte um einen Zerfall der Stäbchenmitochondrien in Granula handeln. Wir würden hier einen Vorgang haben, der im Vergleiche mit diesem, welcher während der Endstadien der Wachstumszone stattfindet, wo eine Vereinigung der Granulamitochondrien zu Stäbchen vorkommt, umgekehrt verläuft. Fast gleichzeitig damit, wie sich die Mitochondrien von den Glanzkugeln loslösen und in Granula zerfallen, wandern allmählich die Glanzkugeln an die Zellenperipherie und besetzen sie vollständig. Ein solches Stadium haben wir auf Fig. 10 abgebildet: Die Glanzkugeln, die hier (nach Sjövalls Methode) als graue Körper erscheinen, haben die erwähnte Lage eingenommen, die kleinen, granulaartigen Mitochondrien finden wir ziemlich regellos im ganzen Plasma zerstreut. Größtenteils kommen sie in der centralen Partie der Zelle zu liegen, wo sie oft um den Kern herum dichtere Ansammlungen bilden, dabei nehmen sie aber auch, obwohl in geringerer Zahl, zwischen den Glanzkugeln, wie auch peripherwärts von ihnen Platz. Ob sie auch hier Plasmafädchen eingelagert sind, kann nicht mit Sicherheit angegeben werden, was wohl seine Erklärung darin haben mag, daß das Plasma der Spermatiden einen dichteren Bau aufweist, wie in den jüngeren Spermatocyten der Wachstumszone und sich auch viel dunkler nach Bendas Färbung tingiert, wodurch der Nachweis solch feiner Strukturen sehr erschwert wird. Bezüglich der topographischen Beziehung, die die jungen Spermatiden gegeneinander aufweisen, kann ich die Angaben andrer Autoren (M. Nussbaums, O. Hertwigs, van Benedens u. a.) nur bestätigen. Sie kommen nämlich zu vieren aneinander zu liegen und sind mittels kurzer Plasmastränge miteinander verbunden. Solche Spermatidengruppen sind aus der Literatur als Vier-

linge (O. Hertwig) oder als Spermatogemmen (van Beneden) bekannt. Meine Befunde decken sich gut mit den Angaben O. Hertwigs, der sich bezüglich dieser Stadien folgendermaßen äußert: »An Zupfpräparaten kann man feine homogene Protoplasmastränge isolieren, die mit zahlreichen, sich verzweigenden Seitenästchen besetzt sind. An den Enden derselben sitzen die Samenzellen fest, je vier, die von einer gemeinsamen Samenmutterzelle abstammen, untereinander zu einem Vierling verbunden.« Die Protoplasmastränge und ihre Seitenästchen stellen uns äußerst feine Verzweigungen der Rhachislamellen dar und somit wird die Verbindung der Spermatiden zu einem Vierlinge durch Teile der Rhachis bewirkt. Wenn ich hier darauf Nachdruck lege, so zwingen mich dazu gewisse Literaturangaben, die die Genese der sogenannten Cytophore betreffen. Diese Gebilde erscheinen nach der erfolgten zweiten Reifungsteilung von derjenigen Seite der dem Vierlinge angehörenden Spermatide, die gegen die Mitte der Spermatidengruppe gewendet ist und mittels kurzer Rhachisstränge mit den übrigen Spermatiden in Verbindung steht. Ihre Genese wird seitens einiger Autoren (Tretiakoff, A. Mayer) als ein »Ausschwitzen« gewisser Substanzen aus der Zelle, die sich später zu einem kugelförmigen Körper umbilden, aufgefaßt, anderseits hat sie Erlanger mit den sogenannten Spindelrestkörpern, die aus der Spermatogenese verschiedener Tiergruppen (Wirbeltiere, Insekten, Arachniden, Mollusken) bekannt sind, verglichen. Mir scheinen beide Deutungen nicht das Richtige getroffen zu haben. Meiner Ansicht nach handelt es sich hier einfach um eine Degeneration der Rhachisfädchen, die die vier Spermatiden miteinander verbinden; die genannten degenerierenden Gebilde quellen dabei etwas auf und nehmen die Gestalt von Kugelkörpern an, die sich hernach von den Spermatiden isolieren und frei zwischen ihnen zu liegen kommen; dadurch werden die Vierlinge aufgelöst und wir finden die etwas älteren Spermatiden voneinander isoliert. Aus dieser Darstellung ergibt sich konsequenterweise auch dies, daß wir die ganze Cytophorenentwicklung nicht als eine Plasmareduktion, wie dies Romieu getan, auffassen können, auch nichts spricht dafür, die Cytophore mit den Spindelrestkörpern zu vergleichen. denn die letzteren weisen eine genetische Beziehung zu der Kernspindel auf, während man bezüglich der ersteren nichts davon bemerkt.

Nach diesem Umwege, der, wie mir scheint, nicht zu vermeiden war, kehren wir nun zur Beschreibung der Mitochondrien in den folgenden Stadien zurück. Fig. 13 stellt uns eine ältere Spermatide dar, die schon isoliert im Lumen des Samenleiters gelegen ist. In ihrem ganzen Aussehen unterscheidet sie sich von dem jüngeren auf Fig. 10 abgebildeten

Stadium dadurch, daß sie ihre rundliche Kontur aufgegeben hat und an ihrer Oberfläche mehrere kurze und breite Plasmafortsätze aufweist; von der einen Seite haftet ihr ein fast rechteckiger Körper an, in dem der Cytophor zu erkennen ist. Neben Spermatiden, denen noch der Cytophor anliegt, finden wir auch gleichalterige, die ihn schon verloren haben. Die Mitochondrien erscheinen uns auch hier als granulaförmige Gebilde, deren Verteilung dieser des jüngeren Stadiums entspricht, dabei sei aber hervorgehoben, daß sie den erwähnten Plasmafortsätzen stets fehlen. Durch eine Vereinigung der Plasmafortsätze, die durch ein gegenseitiges Zusammenfließen zustande kommt, wird an der einen Seite der Spermatide eine größere Plasmaansammlung gebildet, welcher Vorgang schon seitens Tretiakoffs und Romieus bei *Ascaris megalocephala* beobachtet wurde und nur A. Mayer macht davon merkwürdigerweise keine Erwähnung. Auf Fig. 14 ist diese Plasmaansammlung zu sehen, wir finden in ihr strangförmige Gebilde, die im folgenden eine Berücksichtigung finden werden. Wir sehen nun hier, daß die Mitochondrien dieser Plasmaansammlung, wie auch dem Plasmalappen (Romieu), der sich allmählich aus der Plasmaansammlung entwickelt (Fig. 11, 12, 16, 18) und hernach von der Spermatide abgestoßen wird, vollkommen fehlen. Ich konnte nie an Stadien, an welchen der Plasmalappen schon eine ziemlich lose Verbindung mit der Spermatide aufwies und knapp vor seiner Loslösung stand (Fig. 16, 18), in ihm Mitochondrien antreffen und derselbe negative Befund ist auch an den isolierten Plasmalappen (Fig. 19, 20) zu machen. Obwohl wir nun hier, was schon Romieu hervorgehoben, eine Plasmaelimination vor uns haben, wird durch sie keine Reduktion der Mitochondrien bewirkt. Anhangsweise sei auch bemerkt, daß manchmal an älteren Spermatiden, an denen sich die Plasmaansammlung zu einem Plasmalappen formiert (wie z. B. auf Fig. 11) noch Cytophore anzutreffen sind, woraus hervorgeht, daß diese Gebilde verschieden lang ihren Zusammenhang mit der Spermatide behalten und bei den einen früher, bei andern etwas später abgeworfen werden. Die Fig. 11 ist auch vielleicht deswegen interessant, weil sie, angesichts dessen, daß hier gleichzeitig der Cytophor und der Plasmalappen an der Spermatide vorhanden sind, beweist, daß beide verschiedene Gebilde darstellen, wofür zureichend ihre Genese spricht. Nach meinen Befunden würden nun an der *Ascaris*-Spermatide nicht zwei (wie Romieu behauptet, eine Cytophor- und eine Plasmalappenreduktion), sondern nur eine Plasmaelimination, die durch den Abwurf des Plasmalappens bewirkt wird, stattfinden.

Ältere Spermatiden, die sowohl die Cytophore, wie auch die Plasmalappen verloren haben, zeigen uns bezüglich der Anordnung der Mito-

chondrien etwas andre Verhältnisse. An ihnen sammeln sich die Mitochondrien hauptsächlich in der centralen Partie der Zelle um den Kern herum an, werden dagegen in den übrigen Regionen der Zelle äußerst spärlich. Fig. 21 zeigt uns ein Stadium, an welchem diese Verlagerung der Mitochondrien schon teilweise stattgefunden hat. Über das Alter dieses Stadiums unterrichten uns die Glanzkugeln, die an Größe zugenommen, an Zahl aber abgenommen haben. Diese Konzentration der Mitochondrien um den Kern herum läuft nun in den älteren Stadien weiter fort. Fig. 22 und 23 mögen diesen Vorgang veranschaulichen. Mit der fortschreitenden Konfluenz der Glanzkugeln, die an den genannten Figuren zu sehen ist, wodurch eine lappenförmige Glanzmasse (Fig. 23) gebildet wird, welche an der einen Seite zu liegen kommt, verlieren allmählich der Kern und die ihn umgebenden Mitochondrien ihre centrale Lage und verschieben sich in der entgegengesetzten Richtung, etwas peripherwärts. Gleichzeitig damit nimmt allmählich die Mitochondrienansammlung das Aussehen einer Schicht an, die der Glanzmasse (Fig. 23) von innen auflagert, den Kern in sich einschließt und einen Teil des Plasmas über dem Kern frei läßt. In den übrigen Partien der Zelle sind nur ganz spärlich die Mitochondrien verteilt. Dieses Stadium führt nun zum fertigen Spermatozoon, wie es auf Fig. 24 abgebildet ist. Die Ausbildung des fertigen Spermatozoons kommt, was schon verschiedenerseits beobachtet wurde, dadurch zustande, daß die Spermatide eine ovale Form annimmt, wobei gleichzeitig sich die Glanzmasse zu einem konusartigen Glanzkörper umformt, während der Kern und die Mitochondrienschicht in ihrem Aussehen unverändert bleiben. In dem sogenannten Kopfabschnitte des Spermatozoons, in welchem der Kern gelegen ist, finden wir über der Mitochondrienschicht einen ziemlich großen Plasmabezirk, der der Mitochondrien vollkommen entbehrt; im Schwanzabschnitt, welcher den Glanzkörper in sich birgt, sind die Mitochondrien, die wohl im ganzen Spermatozoon als kleine Granula erscheinen, nur ziemlich spärlich vorhanden. Ähnlich, wie bezüglich der älteren Spermatocyten der Wachstumszone bemerkt wurde, lassen sich die Mitochondrien sowohl in den Reifungsstadien, wie auch in den Spermatiden und Spermatozoen nach Sublimat-Eisessigfixierung färberisch darstellen. Nach Bendas und Altmanns Methode färben sie sich im ersten Falle in allen zuletzt erwähnten Stadien intensiv violett, im zweiten rot, während der Kern nach Bendas Verfahren sich ausschließlich mittels Alizarin braunrot färbt, und nach Altmanns Färbung und Pikrinsäuredifferenzierung stets das Fuchsin abgibt und uns graugelb erscheint. Solche Bilder scheinen meiner Ansicht nach einen genügenden Beweis dafür

zu liefern, daß die Mitochondrien in keiner genetischen Beziehung zum Kern stehen.

Ich erlaube mir nun, die Befunde, die ich bezüglich der Mitochondrien gemacht habe, mit den Angaben andrer Autoren zu vergleichen. Hier würde vor allem die Arbeit der Gebrüder Zoja zu erwähnen sein, die sich mit den Mitochondrien (ihren Plastiduli) während der Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala* befaßten und sie mittels der Altmannschen Methode erhalten haben. Sie geben zwar an, daß die Mitochondrien in den verschiedenen Stadien der Spermatogenese vorhanden sind, berichten aber nicht näher über ihre Gestalt und ihr Verhalten. Ausführlicher wurden diese Strukturen in den Zellen der Keimzone (Spermatogonien) beschrieben. Ihre Angaben lauten folgendermaßen: «Le cellule della zona germinativa hanno il protoplasma totalemente riempito di plastiduli in forma di minuti filamenti variamente contorti. Essi occupano anche il peduncolo e meno frequenti ma pure numerosi, il rachide.» Bezüglich der Spermatocyten der Wachstumszone äußern sie sich folgendermaßen: «Nella zona di accrescimento fra le granulazioni vitelline stanno plastiduli abbastanza numerosi sotto forma di bastoncini rigidi piccoli, alquanto allungati e lievemente contorti. Non vi si può riconoscere una speciale disposizione.» Diesen Angaben gegenüber sei zu bemerken, daß ich stets die Mitochondrien der Spermatogonien sowohl bei *Ascaris lumbricoides* wie auch bei *A. megalocephala* als kleine rundliche Granula angetroffen habe, wobei nur nach unzureichender Differenzierung des Altmannschen Fuchsins, in welchem Falle neben den Mitochondrien auch andre Plasmabestandteile die Farbe behalten, manchmal Fädchen zu erhalten sind. Tretiakoff beschreibt auch kleine Granula, die sich hernach in Stäbchen verwandeln und die er den Bendaschen Mitochondrien, beziehungsweise den Mikrosomen zuzurechnen geneigt ist. Er findet sie zuerst in den Spermatocyten der Wachstumszone, in Zellen, die schon ziemlich bedeutend ausgewachsen sind. Im Vergleiche mit unsern Bildern kann es keinem Zweifel unterliegen, daß er tatsächlich die Mitochondrien vor Augen gehabt hat. A. Mayer und Romieu haben auch in den spermatogenetischen Stadien bei *Ascaris megalocephala* die Mitochondrien beobachtet. Ersterer behandelt aber in seiner Arbeit nur einen Teil der Spermatogenese, nämlich von den Reifungsteilungen angefangen, letzterer beschäftigt sich nur mit der Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon. Ihren Angaben kann ich größtenteils zustimmen, dennoch möchte ich auf gewisse Differenzen hinweisen. Auf den Abbildungen Romieus haben die Mitochondrien der Spermatiden eine stark verzerrte Form und erscheinen als kleinere und größere Bröckchen

von unregelmäßiger Kontur, was wohl sicher ihrer vitalen Form nicht entspricht. Auf den Abbildungen A. Mayers erscheinen sie in den Spermatiden als ziemlich große Kugeln, was meiner Ansicht nach auf eine Quellung dieser Strukturen hindeuten würde. Nach den Angaben Mayers kommt es in den Spermatiden zur Entwicklung eines Mitochondrienkörpers, der den Kern in sich einschließt und auch im fertigen Spermatozoon erhalten bleibt. An seinen Bildern erscheint dieser Mitochondrienkörper als ein rundliches Gebilde, mit einem dichteren Grundplasma, welchem Mitochondrien eingelagert sind und welches sich gegen das übrige Plasma der Zelle ziemlich deutlich abgrenzt. So eine dichteres, sich dunkler tingierendes, Plasma konnte ich nie beobachten, sogar an Stadien, wo es zur Ausbildung der Mitochondrienschicht kommt, hat das Plasma der ganzen Spermatide und des Spermatozoons ein gleichartiges Aussehen und eine gleiche Tinktionsfähigkeit. Ob die Mitochondrienansammlung um den Kern den Namen Mitochondrienkörper verdient, scheint mir ziemlich zweifelhaft. Als Mitochondrienkörper wurden seitens Meves' Gebilde bezeichnet, die als ziemlich kompakte Körper erscheinen und durch eine Vereinigung der Mitochondrien miteinander entstehen (z. B. während der Spermatogenese der Insekten und Mollusken), während im »Mitochondrienkörper« von *Ascaris* sämtliche Mitochondrien isoliert nebeneinander zu liegen kommen; deswegen nannte ich die Mitochondrienanhäufung des fertigen Spermatozoons Mitochondrienschicht. Bezüglich der Verteilung der Mitochondrien im fertigen Spermatozoon habe ich erwähnt, daß sie auch, obwohl spärlicher, im Schwanzabschnitte vorhanden sind, auf den Abbildungen A. Mayers und Romieus finden wir dagegen die genannte Partie des Spermatozoons vollkommen von Mitochondrien frei. Ich muß nun hervorheben, daß meine Befunde anderseits im Einklang mit denjenigen andrer Autoren stehen. So finden wir auf den Abbildungen Meves' die Mitochondrien auch im Schwanzabschnitte und auch die Gebrüder Zoja äußern sich bezüglich dieser Frage ähnlich. Diese zuletzt erwähnten Befunde entsprechen nun meiner Ansicht nach dem wirklichen Tatsachenbestande.

2. Glanzkugeln. Diese Strukturen wurden schon eingehend seitens einer Reihe von Autoren beschrieben, so daß ich mich über ihr Verhalten ganz kurz fassen kann. Eine Frage scheint mir nur bis jetzt nicht gelöst zu sein und sie wurde auch nie, soweit mir die Literatur bekannt ist, aufgestellt, nämlich diese nach der Genese der Glanzkugeln. Dieser Frage näher tretend, ist es mir aufgefallen, daß die kleineren Glanzkugeln, die in den jüngeren Spermatocyten auftreten, eine ziemlich große Affinität zu dem Kristallviolett und dem Altmannschen Fuchsin zeigen

und im Bilde wie größere Mitochondrien erscheinen. Von diesen kleinen Glanzkugeln, die jedenfalls an Größe bedeutend die Mitochondriengranula übertreffen, lassen sich nun alle Übergänge bis zu den granulaförmigen Mitochondrien auffinden, so daß ich geneigt bin, eine Genese der Glanzkugeln aus den Mitochondrien anzunehmen und erstere als Mitochondrienderivate zu bezeichnen. Mit dem Anwachsen des Mitochondriums zur Glanzkugel scheinen aber schon früh in ihm gewisse Veränderungen chemischer und vielleicht auch physischer Natur stattzufinden, worauf folgende Tatsachen hinweisen: Wenn wir Schnitte, die von einem nach Benda fixierten und somit die Mitochondrien enthaltenden Materiale herstammen, mittels Weigerts Fuchselin, bei gleichzeitigem Erwärmen, färben, so bekommen wir in den Zellen neben größeren Gebilden, die deutlich als Glanzkugeln zu erkennen sind, auch kleine und kleinste Granula tingiert, deren Größe dieser der Mitochondrien vollkommen entspricht. Daß in diesem Falle keine Färbung sämtlicher Mitochondrien vorliegt, beweist zur Genüge der Umstand, daß die Zahl der kleinsten gefärbten Granula ziemlich spärlich ist, während die Zellen dieses Stadiums mit Mitochondrien förmlich erfüllt sind. Ich möchte nun diese kleinen Granula für schon teilweise metabolisierte Mitochondrien ansehen, die ihre Entwicklung zu den Glanzkugeln einschlagen. Sie vereinigen noch in sich die Eigenschaften beider Strukturen, denn einerseits färben sie sich mit Kristallviolett und Fuchsin wie die übrigen Mitochondrien, andrerseits verhalten sie sich gegen das Fuchselin wie die ausgewachsenen Glanzkugeln, die allmählich mit ihrer Größenzunahme in einem ziemlich hohen Grade ihre Affinität zu den beiden zuerst genannten Färbemitteln verlieren. Diese Metabolie ergibt sich auch aufs deutlichste bei Anwendung andrer Methoden: So färben sich intravital die größeren Glanzkugeln und der Glanzkörper intensiv mittels Neutralrot, die kleineren dagegen fast gar nicht, die Mitochondrien bleiben ungefärbt; so bleiben nach Carnoy-Fixierung nur die größeren Glanzkugeln erhalten, die kleineren dagegen nur ausnahmsweise, ähnlich verhalten sich auch die Mitochondrien. Mit der erwähnten Metabolie verliert auch das Mitochondrium die Fähigkeit, sich bei Anwendung der Sjövallschen Methode mittels Osmiumsäure zu schwärzen und ganz ähnlich negativ reagieren auch die größeren Glanzkugeln und der Glanzkörper. Worauf diese chemische Metabolie beruht, kann angesichts unsrer heutzutage noch mangelhaft entwickelten mikrochemischen Technik, wie auch angesichts der Unsicherheit, die auf dem Gebiete der Lipoidchemie (denn solche Körper scheinen hier im Spiel zu sein) herrscht, kaum näher erklärt werden. Wenn wir aber auch heute darauf verzichten müssen, so scheinen mir jedenfalls die angeführten Tatsachen dafür zu

sprechen, daß die Mitochondrien sich tatsächlich zu Glanzkugeln entwickeln. Ob sie dabei bis zu ganz großen Glanzkugeln anwachsen, wie wir sie z. B. auf Fig. 4 haben oder ob letztere durch ein Zusammenfließen der kleineren entstehen, würde schwer zu entscheiden sein; angesichts dessen, daß den großen Glanzkugeln tatsächlich die Fähigkeit zukommt zu noch größeren, wie dies an älteren Spermatiden zu sehen ist (Fig. 21, 22, 23), zusammenzufließen, würde vielleicht dasselbe auch für die kleinen angenommen werden können.

Mit der Frage über den Anteil, welchen die Glanzkugeln am Aufbau des fertigen Spermatozoons haben, vereinigt sich innig die Frage nach der Genese des Glanzkörpers, die schon vorher kurz erwähnt wurde. In dieser Beziehung lauten die Angaben der Autoren sehr verschieden. Nach SCHEBEN soll er sich aus der »Kernvacuole« entwickeln und uns somit nach unsrer heutigen Terminologie als ein Chromidiumgebilde erscheinen, ähnlich äußerten sich schon früher AUERBACH und MUNK. Nach VAN BENEDEN und TRETIAKOFF soll er spontan durch eine Verdichtung des Plasmas entstehen. Allen den bis jetzt erwähnten Autoren ist gemein, daß sie die Glanzkugeln an der Spermatide auf diese oder jene Weise verschwinden lassen und sie somit in keine genetische Beziehung zum Glanzkörper bringen. Diesen Angaben gegenüber nahmen zuerst M. NUSSBAUM und hernach MARCUS, MAYER und ROMIEU an, daß der Glanzkörper durch ein Zusammenfließen der Glanzkugeln entsteht. Auf Grund eigener Untersuchungen müssen wir den drei zuletzt genannten Autoren vollkommen zustimmen und uns auch den Deutungen, die A. MAYER den vier VAN BENEDENschen Spermatozoentypen gegeben hat, anschließen. Mit Ausnahme des Type conoide fassen wir alle übrigen als degenerierende Spermatozoen auf, wobei die einzelnen Typen den einzelnen Degenerationsstadien entsprechen.

3. GOLGIscher Apparat. Über diese Struktur ist bis jetzt bei den Nematoden überhaupt nichts bekannt, wobei damit nicht gesagt werden soll, daß gewisse Gebilde, die sich meiner Ansicht nach auf den GOLGIschen Apparat zurückführen lassen, nicht schon auch seitens andrer Autoren nachgewiesen wurden, nur hat man ihnen einen ganz andern morphologischen Wert beigemessen. Dies hat, wie mir scheint, nun hauptsächlich seinen Grund darin, daß man an den Zellen der Nematoden bis jetzt nicht mit den zur Darstellung des GOLGIschen Apparates geeigneten Methoden arbeitete. Wird nun für die Geschlechtszellen die SJÖVALLsche Methode angewendet, so bekommt man den GOLGIschen Apparat äußerst intensiv geschwärzt, wobei er uns in den verschiedenen Stadien der Spermatogenese folgendermaßen erscheint: Neben den Mito-

chondrien, die, wie bekannt, als kleine Granula reichlich vorhanden sind, findet man im Plasma der Spermatogonien einige größere Gebilde, die regelloss verstreut sind und ein ziemlich variables Aussehen haben; einerseits sind es geschlossene Ringe, daneben haben andre die Form von ganz kurzen, ziemlich dicken und verschieden gebogenen Strängen, größtenteils erscheinen sie aber als Halbringe. Seinem Aussehen nach gleicht der Golgische Apparat der Spermatogonien vollkommen diesem der jüngsten Spermatocyten (Fig. 2), so daß alles vorher Gesagte auch auf das letztgenannte Stadium bezogen werden kann. Zu den Spermatogonien noch zurückkehrend muß bemerkt werden, daß wir die Permanenz des Golgischen Apparates auch während der Teilungen, welchen bekanntlich die Geschlechtszellen dieses Stadiums unterliegen, festgestellt haben. An Zellen, die in Teilung begriffen sind (Fig. 1), zeigt er dieselbe diffuse Verteilung wie an den ruhenden Zellen, wobei die ring- und halbringförmigen Gebilde, die wir als Apparatelemente bezeichnen, in ziemlich gleicher Zahl auf eine jede der Tochterzellen übergehen.

An einem etwas älteren Spermatocytenstadium der Wachstumszone, wie wir es auf Fig. 3 abgebildet haben, zeigen die Apparatelemente wiederum eine unregelmäßige und diffuse Verteilung, wobei es stellenweise zu einer Apparatverdichtung kommt, die durch ein näheres Zusammenliegen der Elemente verursacht wird und nicht in allen Zellen zu sehen ist. Dabei bewahren die Apparatelemente aber immer ihre Selbständigkeit und erscheinen uns ihrer Form nach denjenigen der jüngeren Stadien gleich. Nur eine Änderung läßt sich deutlich wahrnehmen, sie sind nämlich von den Apparatelementen der Spermatogonien und der jüngsten Spermatocyten etwas größer und reichlicher an Zahl. Daß es sich in diesen Gebilden nicht vielleicht um Fettablagerungen handelt, beweist der Umstand, daß sie nach Terpentinbehandlung ihre Schwärzung in nicht geändertem Masse behalten, während bekanntlich das Fett durch das erwähnte Reagenz in Lösung gerät. Ein ganz ähnliches Aussehen wie an dem zuletzt genannten Stadium hat der Golgische Apparat auch in einer Reihe von Stadien, die bis zu dem auf Fig. 4 abgebildeten führen. Die Spermatocyten dieses Stadiums, die schon dem Ende der Wachstumszone angehören, zeigen uns die Apparatelemente noch etwas größer, hauptsächlich manche von ihnen sind zu ziemlich großen Strängen ausgewachsen; wir finden hier auch den Apparat nicht nur in der dickeren Partie, die den Kern enthält, sondern auch teilweise im verjüngten Teile der Zelle. Man bemerkt dabei, daß manche Apparatelemente der Kernmembran aufliegen, andre sind knapp an der Zellenperipherie gelagert. Ähnliche Bilder liefern uns auch ältere Stadien (Fig. 27), die vor den

Reifungsteilungen stehen und durch eine Fülle von Glanzkugeln charakterisiert sind. Man findet hier die Apparatelemente in unveränderter Zahl und Form an verschiedenen Stellen zwischen den Glanzkugeln liegend. Dieselbe Gestalt und diffuse Verteilung kommt dem Apparate auch während der Reifungsteilungen zu, wie dies aus Fig. 29 (erste) und 28 (zweite Reifungsteilung) zu ersehen ist. Auch in den jungen Spermatiden hat er seinen früheren Charakter behalten. Erst an älteren, an welchen die Glanzkugeln gegen die Peripherie der Zelle gewandert sind (Fig. 10), hat er denselben Weg mit ihnen mitgemacht und nun finden wir ihn nur peripher zwischen den Glanzkugeln zu liegen. Betrachten wir ein etwas älteres Spermatidenstadium (Fig. 13), so lassen sich am Apparat gewisse Änderungen wahrnehmen. Neben kürzeren ringförmigen und stäbchenförmigen Apparatelementen findet man auch längere Stränge, die peripher (während die Mitochondrien central) gelagert sind und teilweise in die Plasmafortsätze, die auf diesem Stadium erscheinen, eindringen. An einer älteren Spermatide, Fig. 14, an welcher es schon zur Ausbildung der Plasmaansammlung gekommen ist, finden wir fast sämtliche Apparatelemente, von denen einige als längere Stränge erscheinen, in der letzteren angesammelt. Wenn wir nun diese Stadien mit jüngeren Entwicklungsstadien vergleichen, so fällt auch auf, daß mit dem Erscheinen der strangförmigen Apparatelemente ihre Zahl abnimmt, was, meiner Ansicht nach, wohl dahin zu erklären ist, daß letztere durch ein Zusammenfließen mehrerer kleinerer miteinander zustande kommen. Dafür sprechen ältere Stadien, an denen es zur Entwicklung des Plasmalappens kommt (Fig. 12, 17). Wir finden hier gewöhnlich einige wenige, große Apparatstränge, daneben vereinzelt auch kleine Apparatelemente, wobei erstere im Plasmalappen Platz nehmen. An noch älteren Stadien (Fig. 16, 18), an denen es zur Abschnürung des Plasmalappens kommt, finden wir sie wiederum in dem letzteren zu liegen, während kleinere Apparatelemente mehr proximal neben den Glanzkugeln (Fig. 16) gefunden werden. Dabei erscheinen die Stränge manchmal (Fig. 18) äußerst mächtig entwickelt, was wohl vielleicht angesichts dessen, daß der abgeschnürte Plasmalappen in Zerfall gerät, schon ein Anzeichen ihrer Degeneration ist. Dicke Apparatstränge konnte ich weiter an abgeschnürten Plasmalappen, die sich allmählich abrunden, wahrnehmen (Fig. 20), während andre dünnere Stränge (Fig. 19) enthalten, was auf gewisse Differenzen im Degenerationstempo zurückzuführen ist.

Fassen wir nun kurz, was zuletzt über den Apparat gesagt wurde, zusammen, so ergibt sich daraus, daß uns die Abschnürung des Plasmalappens, die an älteren Spermatiden stattfindet, zugleich eine Apparat-

reduktion darstellt, durch die der Golgische Apparat größtenteils aus der Zelle eliminiert wird, während nur ein geringer Rest davon in ihr zurückbleibt. Dieser Rest ist an Spermatiden, die den Plasmalappen abgeworfen haben, zu finden (Fig. 21, 22; 23). An diesen Stadien finden wir den Apparat in Form einiger wenigen kurzen Stäbchen oder Halbringe, die gewöhnlich nur auf der einen Seite der Zelle anzutreffen sind. Diese Partie der Zelle, in welcher die Apparatelemente gelagert sind, würde derjenigen Stelle entsprechen, an welcher es zur Abschnürung des Plasmalappens gekommen ist. In diesen Stadien kommt es, wie bekannt, zur Vereinigung der Glanzkugeln zu einer Glanzmasse, in deren Nähe, an der Zellenperipherie, einige Apparatelemente zu sehen sind. Wir finden sie zuletzt auch im fertigen Spermatozoon (Fig. 25, 26) und zwar in seinem Schwanzabschnitte unweit der Kaudalspitze, wo an Stelle einiger Apparatelemente manchmal auch nur ein einziges größeres Bröckchen zu sehen ist, was durch eine sekundäre Vereinigung der Apparatelemente miteinander zu erklären wäre.

Schreiten wir nun zum Vergleiche unsrer Befunde mit den Angaben andrer Autoren, so kommen vor allem die Arbeiten Tretiakoffs, A. Mayers, Romieus und Schebens in Betracht. Tretiakoff gelang es, nach Eisenhämatoxylinfärbung in den Reifungsstadien dickere, stäbchenförmige Gebilde nachzuweisen, die die Mitochondrien an Größe übertreffen und zwischen den Glanzkugeln gelegen sind. Weiter hat er nach E.H.-Färbung in den Plasmafortsätzen, die sich an verschiedenen Stellen an der Peripherie der Spermatide entwickeln, ziemlich große, teils strangförmige, teils unregelmäßig gebaute Gebilde gefunden, die er als chromatoide Körper bezeichnet. A. Mayer wies in den schon ziemlich ausgewachsenen Spermatocyten der Wachstumszone rundlich oder unregelmäßig gebaute Körper, die sich nach E.H.-Färbung ebenso schwarz, wie das Kernchromatin tingieren, nach, wobei er für sie eine nucleäre Herkunft annahm und sie als Chromidien bezeichnete. Ähnliche chromidiale Körper von Halbring- bzw. Halbmondgestalt wurden seinerseits in den fertigen Spermatozoen gefunden. Hauptsächlich interessant ist seine Fig. 51, die uns ein fertiges Spermatozoon darstellt; wir sehen hier in der Nähe der Kaudalspitze einige halbmondförmige, schwarz gefärbte Körper, während an andern Spermatozoen an derselben Stelle ein größeres »Chromidium« zu liegen kommt. Weiter ist auf die Befunde Romieus einzugehen: Dieser Autor fand auch in den Spermatiden nach E.H.-Färbung schwarz gefärbte Körper, die entweder zwischen den Glanzkugeln oder auch im Plasmalappen lagern, dabei konnte er auch am Kaudalende des fertigen Spermatozoons einen schwarzen Körper nachweisen. In

zwei Fällen glaubt er an Spermatiden einen Austritt dieser Körper aus dem Kern wahrgenommen zu haben. Endlich beschreibt auch SCHEBEN am Kaudalende des Spermatozoons ein Gebilde, welches er Spitzenstück nennt und mit dem Acrosoma der Nematospermien vergleicht. Bemerkt sei auch, daß A. MAYER das SCHEBENsche Spitzenstück mit seinen chromidialen Körpern für identisch hält, während ROMIEU die seitens A. MAYER beschriebenen Gebilde mit den seinigen vergleicht. Der Identifizierung aller dieser Strukturen muß ich vollkommen zustimmen; alle diese Strukturen, die sich gelegentlich mittels Eisenhämatoxylin an verschieden konserviertem Material (FLEMMINGS Gemisch, Sublimat-Osmiumsäure, Sublimat-Essigsäure) darstellen lassen und die mir aus eigner Erfahrung bekannt sind, kann ich für gegenseitig als homolog ansehen. Der Vergleich SCHEBENS, der sein Spitzenstück mit dem Acromsoma der Nematospermien für identisch hält, scheint mir einstweilen angesichts dessen, daß wir noch heute nicht imstande sind, die einzelnen Teile des *Ascaris*-spermiums mit gewissen Partien der Nematospermien streng zu homologisieren, für verfrüht und allzu gewagt. Obwohl ich einerseits für die Identität der Chromatoiden und chromidialen Gebilde eintrete, kann ich für sie überhaupt keine nucleäre Herkunft annehmen, indem mir niemals Bilder zu Gesicht standen, die auf ihr Heraustreten aus dem Kern hindeuten könnten, ich kann also auch die für sie seitens einiger Autoren angewandten Bezeichnungen nicht billigen. Auf Grund meiner Untersuchungen ergibt sich für sie ein ganz andrer morphologischer Wert: Wenn wir nämlich die E.-H.-Präparate mit den Bildern, die nach der SJÖVALLschen Methode zu erhalten sind, miteinander vergleichen, so kann es, meiner Ansicht nach, keinem Zweifel unterliegen, daß die »chromidialen« Gebilde mit denjenigen, die sich mit Osmiumsäure schwärzen und den GOLGIschen Apparat darstellen, identisch sind; dafür spricht ihre Form und ihre Lage, die sie während der verschiedenen spermatogenetischen Stadien in der Zelle annehmen. Nun wissen wir aus einer langen Reihe von Untersuchungen, die verschiedenerseits an den Zellen vieler Tierklassen angestellt wurden, daß der GOLGIsche Apparat in keiner genetischen Beziehung zum Kern steht und daß sein Verhalten der Osmiumsäure gegenüber ein ganz verschiedenes von dem des Kernchromatins ist. Diese Tatsachen, mit welchen auch unsre an *Ascaris* gemachten Befunde gut übereinstimmen, schließen die Möglichkeit, wir hätten es beim letztgenannten Tiere in den spermatogenetischen Stadien mit Chromidien zu tun, vollkommen aus. Wir können im Gegenteil angeben, daß der GOLGIsche Apparat während der ganzen Spermatogenese und im fertigen Spermatozoon erhalten bleibt und nicht, wie allgemein für die Chromidien

angenommen wird, erst in gewissen Stadien seitens des Kernes neu produziert wird. Wir können auch weiter die Zahl der Tierklassen, in denen diese Struktur bis jetzt nachgewiesen wurde, um eine bereichern, indem wir in den anderseits als Chromidien gedeuteten Gebilden der Nematodengeschlechtszellen den Golgischen Apparat erkannten und seine Anwesenheit somit auch für diese Tiergruppe feststellten.

4. Fettablagerungen. Die Frage nach den Fettablagerungen in verschiedenen Zellen (somatischen und Geschlechtszellen) der Ascariden wurde neuerdings seitens v. Kemnitz eingehend diskutiert. Bezüglich der männlichen Geschlechtszellen, für die wir uns jetzt interessieren, lauten seine Angaben folgendermaßen: [Die] ». . . Hoden . . . fand ich sämtlich frei von Fett« und eine Zeile weiter lesen wir: »Von Interesse ist, daß also weder die ‚Dotterkugeln' des Spermatocyten, noch der . . . Glanzkörper aus Fett besteht — wie bereits oben erwähnt.« Zu diesen negativen Resultaten ist er nach Anwendung der Sudan III-Färbung für Gefrierschnitte, so wie am Materiale, welches in Flemmings Fixiermittel oder in einem Gemisch von Flemming-Lösung und Alcohol absolutus fixiert wurde, gelangt. Seinen Ergebnissen negativer Natur kann ich nun positive Befunde gegenüberstellen, indem es mir gelungen ist, meistens mit denselben Methoden, mit welchen von Kemnitz arbeitete, Fettablagerungen in verschiedenen Stadien der Spermatogenese nachzuweisen. Ich verfuhr folgendermaßen: Die frisch dem Tiere entnommenen Hoden wurden in kleinere Teile zerlegt, diese auf Objektträger gebracht und hernach mittels Nadeln fein zerzupft. Die Objektträger mit dem zerzupften Material wurden in eine 10%ige Formaldehydlösung auf 2 Stunden oder länger gebracht, wonach sie nach Abspülen des Formalins in die Sudan III-Lösung auf 1—2 Stunden kamen. Nach Abspülen der Objektträger in 80%igem Alkohol schloß ich die Objekte in Glyzerin ein. Nach dieser Behandlung findet man sowohl in den Spermatogonien, wie auch in den jüngsten Spermatocyten ziemlich viele Granula von verschiedener Größe (stets bedeutend größer als die Mitochondrien), die in den letzteren hauptsächlich im verjüngten Teile der Zelle reichlich vorhanden sind. Sie zeigen eine intensive Rotfärbung und dokumentieren sich somit als Fettkugeln. Ähnlich wie in den Geschlechtszellen sind auch überall in den Rhachislamellen viele rotgefärbte Fettgranula zu finden, die stellenweise mächtige Anhäufungen bilden, so daß gewisse Abschnitte der Lamellen eintönig rot erscheinen. In den älteren Spermatocyten nimmt die Zahl der Fettgranula zu, um gegen das Ende der Wachstumszone allmählich abzunehmen. In den Spermatocyten, die vor den Reifungsteilungen stehen, wie auch in den Reifungs-

stadien sind sie nur in spärlicher Zahl (zwei bis drei Granula) vorhanden, kommen aber noch sämtlichen Zellen zu. In den jüngeren Spermatiden findet man nur vereinzelt hier und da ein rotes Granulum, in den meisten fehlt auch dieses und dasselbe betrifft auch die älteren Spermatiden und die Spermatozoen. Ganz ähnliche Bilder liefern uns Objekte nach FLEMMING-Fixierung, wobei die Fettgranula die einzig geschwärzten Bestandteile der Zelle sind. Fig. 5 und 6 zeigen uns zwei Spermatocytenstadien der Wachstumszone, an welchen die Fettkugeln neben den Glanzkugeln und den Mitochondrien zu sehen sind. Bezüglich der Angaben, die v. KEMNITZ für die Glanzkugeln und den Glanzkörper gemacht hat, stimme ich ihm zu, indem auch an meinen Präparaten diese Gebilde weder eine Osmiumschwärzung, noch eine Rotfärbung (nach Sudan III) zeigten. Ähnlich, wie nach FLEMMING-Fixierung schwärzt sich gewissermaßen auch nach der SJÖVALLschen Methode das Fett, seine Fähigkeit Osmiumsäure zu reduzieren, scheint aber geschwächt zu sein, indem es dem tiefschwarzen GOLGIschen Apparat und den schwärzeren Mitochondrien gegenüber nur gewöhnlich eine dunkelgraue Tönung zeigt. Es unterscheidet sich auch von den geschwärzten Apparatelementen und Mitochondrien dadurch, daß es in Terpentin gelöst wird, während beide zuerst genannten Strukturen erhalten bleiben und ihre Schwärzung unverändert behalten. Es könnte noch gefragt werden, ob die geschwärzten Kugeln, die ich als Fettgebilde angesprochen, tatsächlich dies sind und ob wir nicht in unserm Falle vielleicht Granula vor uns haben, die zwar mit Fett beladen, außerdem aber auch noch aus andern Substanzen aufgebaut sind, wie dies schon früher ALTMANN u. a. für die Granula gewisser Drüsenzellen nachgewiesen haben. Bezüglich dieser Frage bin ich zum Schlusse gekommen, daß uns in den spermatogenetischen Stadien wirklich echte Fettropfen vorliegen, denn nach Terpentinbehandlung verschwinden sie spurlos und lassen sich hernach mittels keiner Färbungsmethode nachweisen. Sie verhalten sich, wie ich hier anhangsweise bemerken will, verschieden von den Secretgranula der Darmepithelzellen von *Ascaris*, die sich auch mittels Osmiumsäure schwärzen und nach Terpentinbehandlung ihre Schwärzung verlieren, hernach aber färberisch (Eisenhämatoxylin, Kristallviolett) darzustellen sind.

Aus allem, was vorher gesagt wurde, scheint es unzweifelhaft hervorzugehen, daß die verschiedenen spermatogenetischen Stadien bei *Ascaris* tatsächlich granulaförmige Fettablagerungen enthalten. Dafür spricht die Fähigkeit der Granula, sich mit Sudan III zu färben, mit Osmiumsäure zu schwärzen, um nach Terpentinbehandlung spurlos zu verschwinden. Ihrer Menge nach sind sie ziemlich spärlich in den Spermatogonien

und jüngsten Spermatocyten vorhanden, in den folgenden Stadien wachsen sie an Zahl an, gegen die Mitte der Wachstumszone treten sie am reichlichsten auf, um hernach wiederum an Zahl abzunehmen und zuletzt in den älteren Spermatiden und in den Spermatozoen vollkommen zu fehlen.

IV. Ovogenese.

1. Mitochondrien. Die Ovogonien sind ihrer Gestalt nach den Spermatogonien so ähnlich, daß ich auf eine genauere Beschreibung hier verzichten kann. Auch ihre Mitochondrien haben ähnlich, wie bei den letzteren eine Granulaform und sind sowohl in den ruhenden, wie in Teilung begriffenen Zellen unregelmäßig im ganzen Plasma verstreut. In den jungen Ovocyten (Fig. 30), die ringsum der Rhachis aufsitzen und die Gestalt cylindrischer Epithelzellen angenommen haben, findet man sie auch in Form von kleinen Granula, die zwar im ganzen Plasma zu sehen sind, an zwei Stellen aber und zwar um den Kern herum und im verjüngten Teil der Zelle, welcher mit der Rhachis zusammenhängt, dichtere Anhäufungen bilden. Dieselbe Form und Verteilung behalten diese Strukturen in einer Reihe von Stadien, die bis zum auf Fig. 31 abgebildeten führt, nur nehmen sie während des Zellenwachstums allmählich an Zahl zu, was sich aus dem Vergleich des jüngeren Stadiums, Fig. 30, mit dem auf Fig. 31 dargestellten, älteren ergibt. Wie diese Vermehrung der Mitochondrien vor sich geht, ist, wie bekannt, überhaupt schwer und speziell in unserm Falle angesichts dessen, daß die Mitochondrien als allerkleinste Gebilde vorkommen, unmöglich zu entscheiden, daß sie aber stattfindet, daran kann nicht gezweifelt werden. Dafür sprechen auch ältere Wachstumsstadien; auf Fig. 32 haben wir ein Fragment von einer fast vollkommen ausgewachsenen Ovocyte, die noch mit der Rhachis verbunden war, abgebildet. Wir finden auch hier das Plasma an verschiedenen Stellen mit kleinen granulaförmigen Mitochondrien erfüllt, hauptsächlich liegt der Kern wie in einer Mitochondrienverdichtung, was regelmäßig an allen Zellen zu sehen ist. Das Bild, welches uns ältere Ovocyten, die sich von der Rhachis bereits abgelöst haben, bezüglich der Mitochondrien darbieten, ähnelt im allgemeinen sehr diesem der jüngeren Stadien. An solchen Ovocyten, die ihre cylindrische Form aufgegeben haben und jetzt als ovale Zellen erscheinen, findet man an einem Pole eine verdichtete Plasmapartie, die durch ihre dunklere Färbung deutlich gegen das übrige Plasma absticht und wie eine Mütze ihm aufsitzt. Sie stellt uns den schon van Beneden bekannten Polardiskus dar, welcher dadurch entsteht, daß die sich von der Rhachis loslösende Zelle einen Teil der

ersteren, welcher sich hernach an einem Pole der Ovocyte mützenförmig ausbreitet, mit sich fortnimmt. Untersuchen wir so einen Diskus und seine nächste Umgebung an Ovocyten, die sich frisch von der Rhachis gesondert haben, so sehen wir, daß die Mitochondrien, die in ihm zu liegen kommen, nur seine Peripherie einnehmen, während centralwärts gegen die Eimitte eine homogene Schicht zu finden ist, die sich zwar dunkel mittels Alizarin färbt, von Mitochondrien aber vollkommen frei ist; erst weiter centralwärts finden wir wiederum unter ihr eine ziemlich mächtige Mitochondrienschicht. Diese Anordnung der Mitochondrien ist vollkommen verständlich, wenn man den cytologischen Bau der Rhachis in Betracht zieht: Fig. 39 zeigt uns einen Querschnitt durch eine Rhachis, welcher sieben Ovocyten, von denen nur ihre verjüngten Teile zu sehen sind, aufsitzen. Ähnlich wie das Ovocytenplasma finden wir auch die Rhachis in ihrer Mitte mit zahlreichen Mitochondrien erfüllt, die ihrer Gestalt nach vollkommen diesen der Geschlechtszellen entsprechen und die in den peripheren Partien der Rhachis wie auch an den Verbindungsstellen dieser mit den Spermatocyten fast vollkommen fehlen, oder nur äußerst spärlich vorhanden sind. Löst sich nun eine Ovocyte von der Rhachis los, so nimmt sie sowohl einen peripheren, der Mitochondrien entbehrenden wie auch einen centralen mitochondrienreichen Teil der Rhachis mit, wobei dann im Polardiskus die homogene mitochondrienfreie Schicht dem ersteren, die periphere Mitochondrienschicht dem letzteren entspricht, während die unter dem Polardiskus centralwärts gelegene Mitochondrienschicht sich aus den mächtigen Mitochondrienanhäufungen, die, wie erwähnt wurde, im verjüngten Teile der wachsenden Ovocyte vorhanden sind, herstammt. In diesem Polardiskus konnte ich weiter folgende Veränderungen wahrnehmen: An Ovocyten, die sich wahrscheinlich früher von der Rhachis losgelöst haben, erscheinen die Mitochondrien des Polardiskus, bei gleichzeitig guter Erhaltung der Ovocytenmitochondrien, oft stark gequollen und von unregelmäßiger Kontur; sie zeigen dabei eine Tendenz, sich aneinander anzulegen und zu größeren Brocken zu verschmelzen, wobei sie gleichzeitig ihre Affinität zu den Mitochondrienfarbstoffen verlieren. An andern Eiern, wie wir dies auf Fig. 37 sehen, ist die Degeneration der Mitochondrien im Polardiskus weiter fortgeschritten, sie sind sämtlich zu größeren Brocken verschmolzen, die in einer helleren Substanz zu liegen kommen und samt ihr durch die homogene Schicht des Diskus umgeben sind. Daneben sind Eier zu finden, an denen (Fig. 36) die Mitochondrienbrocken mit ihrer Grundsubstanz über die Peripherie des Eies vorragen, wobei sich die homogene Schicht zusammengezogen hat und nun größtenteils basal zu liegen kommt.

Außerdem sind oft zwischen den Eiern kugelförmige (Fig. 38) Gebilde anzutreffen, die ihrem Aussehen nach vollkommen den Mitochondrienbrocken samt Grundsubstanz gleichen, was meiner Ansicht nach dafür spricht, daß hier ein Abwurf des größten Teiles des Polardiskus seitens des Eies stattfindet, worin ich ein Pendant zur Abstoßung der Cytophore während der Spermatogenese erblicken möchte. Dieser Vorgang betrifft jedenfalls die homogene Schicht des Polardiskus nicht, im Gegenteil bleibt diese am Ei einige Zeit erhalten, um sich hernach im Plasma aufzulösen und spurlos zu verschwinden.

Zu den Eimitochondrien zurückkehrend, müssen wir auf eine Tatsache hinweisen, die uns nicht unwichtig erscheint und die sich schon teilweise aus der Spermatogenese ergab. Wir bemerkten dort, daß in den älteren Spermatocyten der Wachstumszone oft deutlich eine Einlagerung der Mitochondrien in Plasmafädchen zu beobachten ist und dasselbe ist noch viel deutlicher an den ausgewachsenen Ovocyten, wie auch an den Eiern, die sich von der Rhachis losgelöst haben, zu sehen. Betrachen wir Präparate, die nach Benda fixiert und gefärbt wurden, so findet man an vielen Stellen (Fig. 35, 36, 37) die Mitochondrien zu Reihen angeordnet und in mit Alizarin etwas dunkler gefärbte Plasmafädchen eingelagert. Zellenpartien, an denen es zur Bildung von Mitochondrienanhäufungen gekommen ist, eignen sich natürlich zur Beobachtung solch feiner Details nicht, wählt man aber dazu eine Stelle, wo die Mitochondrien spärlicher vorhanden sind, so kann man die erwähnte Beziehung der Mitochondrien zu den Plasmafäden, die ziemlich gleichmäßig in der Zelle verteilt sind und auch meistens netzförmig zusammenhängen, sicher beobachten.

Schließlich sei hier noch auf die Arbeit Goldschmidts eingegangen, welcher in den der Rhachis aufsitzenden Ovocyten in der Umgebung des Kernes Chromidien beschrieben hat. Sie erscheinen an seiner Fig. 42 als kleine Granula, die mittels dunklerer Fädchen zusammengehalten werden. Wenn wir diese Figur mit unsern Bildern vergleichen, so kann es wohl kaum einem Zweifel unterliegen (ähnlich äußert sich v. Kemnitz), daß diese »Chromidien« uns ganz einfach Mitochondrien darstellen, von welchen auch gesagt wurde, daß sie den Fädchen eingelagert sind. Daß diese »Chromidien« nicht in der ganzen Zelle, sondern in ihrer peripheren Partie erhalten blieben, ist auf die Fixierung zurückzuführen, die oft derartige Mitochondrienbilder gibt und im schwachen Diffusionsvermögen mancher Fixiermittel ihre Erklärung findet. Wie bezüglich der männlichen Geschlechtszellen hervorgehoben wurde, muß auch bezüglich der weiblichen mit Nachdruck betont werden, daß mir nie Bilder zu Gesicht

kamen, die für ein Auswandern der Mitochondrien aus dem Kern sprechen würden, sie können also keineswegs für ein Chromidium angesehen werden.

Ähnlich, wie in den Spermatocyten, sind die Mitochondrien auch in den Ovocyten am Aufbau andrer Plasmakomponenten beteiligt. Wie gesagt wurde, haben sie in den Ovocyten von *Ascaris* die Form von kleinen Kügelchen, wenn wir uns aber diese bei starker Vergrößerung näher anschauen, so ist leicht festzustellen, daß sie ihrer Größe nach sich nicht alle vollkommen gleich sind, sondern daß neben kleineren, die an Zahl bedeutend vorwiegen, hier und da auch größere zu finden sind, die nur durch ein Anwachsen der kleineren Mitochondrien entstehen könnten. Den Farbstoffen gegenüber verhalten sie sich den kleinen Mitochondrien gleich, indem sie sich mittels Säurefuchsin und Kristallviolett ebenso intensiv wie die letzteren färben und keine innere Struktur erkennen lassen. Von solchen etwas angewachsenen Mitochondrien sind weiter alle Übergänge zu größeren Kügelchen zu finden, wie sie z. B. auf Fig. 32 zu sehen sind, die sich mit den erwähnten Mitochondrienfarbstoffen gewöhnlich intensiv und homogen tingieren, manchmal aber an ihrer Peripherie eine dunklere Schicht aufweisen, die mehr oder weniger deutlich vom lichteren Centrum absticht. Mit der weiteren Größenzunahme der Kügelchen tritt in ihnen eine deutliche Differenzierung ein, indem man an ihrer Peripherie eine Schicht erblickt, die sich mittels Säurefuchsin oder Kristallviolett intensiv färbt, während das meist kugelrunde Centrum viel lichter erscheint und nach Bendas Methode nur eine Alizarinfärbung aufweist, nach Altmanns Verfahren das Fuchsin verliert und einen schmutzig-gelben Ton annimmt. Solche Gebilde, in denen wir die Dotterkugeln erkennen, sind an den Fig. 31, 32, 35 zu sehen. Auch nach Sjövalls Behandlung, obwohl eine Schwärzung der Dotterkugeln bei gleichzeitiger Schwärzung der Mitochondrien nicht zu erlangen ist, lassen sich beide sie zusammensetzende Substanzen angesichts dessen, daß die peripher gelegene einen größeren Brechungsindex besitzt, leicht wahrnehmen. Die gegenseitige Topographie dieser beiden Substanzen erscheint an verschiedenen Dotterkugeln ziemlich variabel. Manchmal liegt die hellere innere Substanz vollkommen central in der Dotterkugel und ist allseits von der peripheren Substanz umgeben, in andern Fällen liegt sie etwas acentrisch, wobei dann die periphere Substanz nicht überall gleichmäßig dick aussieht, an noch andern Dotterkugeln kommt es oft vor, daß die periphere Substanz nur einen Teil ihrer Oberfläche bedeckt, während der übrige frei nach außen vorragt. Die zwei zuletzt genannten Fälle sind deswegen wichtig, weil sie beweisen, daß die ausgewachsene Dotterkugel tatsächlich aus zwei Substanzen zusammengesetzt ist und daß es

sich hier nicht um optische oder färberische Effekte handelt. Dafür sprechen in einem noch höheren Grade größere Dotterkugeln, in denen die hellere Substanz oft in Form von mehreren größeren und kleineren Kugeln auftritt, die voneinander durch die dunklere Substanz getrennt und in sie eingebettet sind. Alle diese Bilder sprechen für die Anwesenheit zweier Substanzen, aus denen die ausgewachsene Dotterkugel zusammengesetzt ist.

Es fragt sich nun jetzt, wie ist das Anwachsen und das Auftreten zweier Substanzen in der Dotterkugel zu erklären. Wollen wir darauf eine Antwort geben, so ist es nicht zu umgehen, auf die Veränderungen, denen manche Secretgranula der Drüsenzellen unterliegen, hinzuweisen. Vor allem wertvoll erscheinen uns zur Klärung dieser Frage die Beobachtungen, welche M. HEIDENHAIN an der Beckendrüse von *Triton* gemacht hat. Nach seinen Angaben erscheinen die Secretgranula zuerst als kleine Gebilde von homogenem Bau, die allmählich zu größeren Kügelchen anwachsen und gleichzeitig damit sich in zwei Substanzen differenzieren, von denen die eine, ganz wie in den Dotterkugeln von *Ascaris*, heller ist und central zu liegen kommt, während die andre sich dunkel tingiert und die erstere zuerst allseits, bei weiter ausgewachsenen Granula sie nur von der einen Seite umgibt, wie dies auch in unserm Falle beobachtet wurde. Ganz ähnliche Befunde machte hernach FLEISCHER an den Zellen der Tränendrüse, SJÖVALL an den Zellen einer Ependymcyste und auch einige andre Autoren (SOLGER, HELD u. a.) an verschiedenen Drüsenzellen. Nach SJÖVALLS Deutung, welcher ich zustimmen möchte, ist das Anwachsen des Granulums sich so zu denken, daß gewisse Substanzen in dasselbe aus dem Plasma aufgenommen werden, wodurch die Größenzunahme des Granulums bewirkt wird; während es zuerst homogen erscheint, treten hernach gewisse Differenzierungen in ihm ein, die durch einen Entmischungsvorgang, durch eine gegenseitige Sonderung der Substanzen hergestellt werden, von denen die eine das Centrum des Granulums, die andre seine Peripherie einnimmt, wobei es oft, wie auch in unserm Falle, zur Entwicklung von »Halbmondkörperchen« (HEIDENHAIN) kommt. Nun konnte weiter SJÖVALL an seinem Objekte nachweisen, daß die periphere Substanz ein Lipochrom, also ein Lipoid ist, während die centrale wahrscheinlich aus Eiweißkörpern besteht. Wenn wir weiter in Betracht ziehen, daß FAURÉ-FREMIET auf Grund seiner mikrochemischen Untersuchungen zum Schlusse gekommen ist, daß die Mitochondrien aus zwei Substanzen, einer albuminoiden Grundlage und einem fettähnlichen Körper aufgebaut sind, so können wir uns die Veränderungen, die an den Dotterkugeln der *Ascaris*-Ovocyte stattfinden, folgendermaßen erklären: Ihr

Anwachsen würde auf eine Aufnahme gewisser Substanzen aus dem Plasma zurückzuführen sein, ihre Differenzierung würde uns einen Entmischungsvorgang darstellen, durch welchen sich gewisse, zu den Mitochondrienfarbstoffen eine Affinität besitzende Substanzen peripher ablagern, während andre Substanzen in ihrem Centrum Platz greifen. Während des weiteren Wachstums der Dotterkugeln können in der peripheren Substanz weitere Entmischungen stattfinden, wodurch dann die hellere Substanz auch an mehreren Stellen in der peripheren Schicht abgeschieden wird und es dadurch in der Dotterkugel zur Entwicklung mehrerer hellen Substanzansammlungen kommt. Wenn wir nun weiter erwägen, daß es nach gewissen Modifikationen der Sjövallschen Methode gelingt, die periphere Substanz zu schwärzen, wobei die Schwärzung nach Terpentinbehandlung erhalten bleibt, was, wie bekannt, für viele Lipoide charakteristisch ist und was auch bezüglich der Mitochondrien gesagt werden kann, so könnten wir die periphere Schicht als Lipoide enthaltend bezeichnen, während die centrale Substanz vielleicht hauptsächlich aus Eiweißkörpern aufgebaut wäre. Dadurch würden die Dotterkugeln eine große Ähnlichkeit zu den seitens Sjövalls beschriebenen Granula der Ependymcyste, wie auch zu den Cytostagmen Albrechts und den Globoblasten Schläpfers aufweisen.

Wie aus dem Gesagten zur Genüge hervorgeht, unterliegt das Mitochondrium, welches zur Dotterkugel anwächst, sowohl durch die Aufnahme gewisser Stoffe sowie durch die Entmischungsvorgänge einer weitgehenden Metabolie, worauf auch sein Reagieren auf gewisse andre Farbstoffe hindeutet. So färben sich die kleinen Mitochondrien vital mittels Neutralrot nicht, während die schon teilweise ausgewachsenen und die vollkommen entwickelten Dotterkugeln eine große Affinität zu diesem Farbstoffe zeigen. Anderseits sei bemerkt, daß während die Mitochondrien und die periphere Substanz der kleineren Dotterkugeln sich äußerst intensiv mittels Kristallvioletts und Säurefuchsins färben, sinkt an großen Dotterkugeln die Affinität der letzteren zu diesen Tingiermitteln etwas herab.

Zuletzt muß noch erwähnt werden, daß, obwohl, wie aus unsrer Darstellung hervorgeht, mir das Auswachsen eines Mitochondriums zu einer Dotterkugel am wahrscheinlichsten erscheint, möchten wir auch für möglich halten, daß eine solche auch durch ein Zusammenfließen mehrerer Mitochondrien miteinander entstehen kann, so wie auch, daß große Dotterkugeln durch eine Vereinigung mehrerer kleineren miteinander zustande kommen. Obwohl mir keine Bilder zu Gesicht standen, die den letztgenannten Vorgang veranschaulichen könnten, würde ich ihn angesichts

dessen, daß während der Spermatogenese eine Vereinigung der Mitochondrienderivate — der Glanzkugeln tatsächlich stattfindet, für wahrscheinlich halten.

2. Golgischer Apparat. Über diese Struktur liegen uns bezüglich der Ascaridenovogenese bis jetzt keine Angaben vor. Es ist mir nun gelungen, dieselbe sowohl in den Ovogonien wie auch in sämtlichen älteren Entwicklungsstadien mittels der Sjövallschen und der Golgischen Arsenikmethode darzustellen. In den Ovogonien zeigt sie dieselbe Verteilung und dasselbe Aussehen, wie in den Spermatogonien, so daß ich auf das betreffende Kapitel verweisen kann. In den jungen Ovocyten, die der Rhachis aufsitzen (Fig. 30), finden wir strang- und ringförmige Gebilde, die uns den Golgischen Apparat darstellen und vollkommen denselben Gebilden der Spermatocyten gleichen. Eine Anhäufung um den Kern läßt sich ebensowenig wie in den Ovogonien wahrnehmen, die Apparatelemente sind regellos im Plasma verstreut und liegen meistens in den centralen Partien der Zelle, seltener an ihrer Peripherie, in einigen Zellen fand ich ihrer etwas mehr in dem verjüngten Teile der Zelle, was aber keineswegs eine allgemeine Erscheinung ist. Ein ganz ähnliches Bild liefert uns auch eine ältere auf Fig. 31 abgebildete Ovocyte wie auch alle Übergangsstadien, die zu ihr führen. In dieser Ovocyte sind die Apparatelemente größtenteils in der mittleren Partie der Zelle vorhanden, während sie am distalen Ende, welches der Ovarienwand zugekehrt ist, vollkommen fehlen, im verjüngten Teile, welcher mit der Rhachis verwachsen ist, aber nur vereinzelt anzutreffen sind. Einige von ihnen kommen manchmal ziemlich nahe am Kern zu liegen, ohne dabei größere Anhäufungen zu bilden. Im Vergleich mit dem jüngeren Stadium, welches auf Fig. 30 abgebildet ist, erscheinen die Apparatelemente hier im allgemeinen etwas größer und zahlreicher; letzteres würde auf ihre Vermehrung hindeuten und es kamen mir manchmal Elemente zu Gesicht, die an sich wie eine Durchschnürung zeigten, ob aber dies als ein Teilungsvorgang anzusehen ist, möchte ich nicht mit Sicherheit entscheiden, aber jedenfalls für wahrscheinlich halten. Eine ganz ähnliche diffuse Verteilung zeigt uns der Apparat an vollkommen ausgewachsenen, der Rhachis aber noch anhaftenden Ovocyten, wie dies aus Fig. 32 zu ersehen ist. An Zahl haben die Apparatelemente noch zugenommen, sonst blieben sie, was ihre Größe und Form anbelangt, unverändert. Dasselbe Aussehen zeigen sie auch an Ovocyten, die sich von der Rhachis losgelöst haben. Fig. 33 stellt uns eine solche dar; wir finden auch hier den Golgischen Apparat in Form von kurzen Strängen, die im ganzen Plasma unregelmäßig zerstreut liegen und im Vergleich mit dem vorher genannten

Stadium keine merkliche Vermehrung und auch keine Vergrößerung erlitten. Zuletzt haben wir auf Fig. 34 ein Fragment von einem jungen Ei abgebildet, an welchem es schon zur Entwicklung der primären Eihülle gekommen ist und welches, wie bekannt, den Spermatozoen in sich aufzunehmen und die Embryonalvorgänge durchzumachen befähigt ist. Auch hier ist es uns gelungen, den Golgischen Apparat zu finden, welcher seiner Topographie und überhaupt seinem Aussehen nach vollkommen den jüngeren Entwicklungsstadien entspricht.

Da vorhin bemerkt wurde, daß gelegentlich die periphere Substanz der Dotterkugeln, die manchmal in Form von Halbmonden auftritt, eine Osmiumschwärzung zeigt, letzteres aber auch den meistens halbringförmigen Apparatelementen zukommt, muß hervorgehoben werden, daß diese beiden Strukturen nichts Gemeinsames mit einander haben und uns ganz verschiedene Gebilde darstellen. Diese Verschiedenheit ergibt sich daraus, daß die periphere Substanz der Dotterkugel deutlich ihr angehört und in ihr erst allmählich entwickelt wird, während die Apparatelemente noch vor dem Auftreten der Dotterkugeln in den Ovogonien und jungen Ovocyten vorhanden sind und, obwohl oft in älteren Stadien in der Nähe der Dotterkugeln gelegen, immer streng topographisch von ihnen geschieden sind.

Nach der ganzen vorangehenden Darstellung behält der Apparat in allen ovogenetischen Stadien bei *Ascaris* dasselbe Aussehen, indem er immer in Form von kurzen größtenteils halbringförmigen Strängen auftritt, die eine diffuse Verteilung im Plasma zeigen und mit dem Wachstum der Ovocyte an Größe und Zahl zunehmen. Angesichts dessen, daß er auch im jungen Ei vorhanden ist, müssen wir ihn für eine permanente Struktur ansehen, die während der ganzen Ovogenese erhalten bleibt.

3. Fettablagerungen. Ähnlich wie in den jüngeren spermatogenetischen Stadien ist es mir auch in den weiblichen Geschlechtszellen verschiedenen Alters gelungen, Fettablagerungen in Form von größeren und kleineren Granula nachzuweisen. In dieser Beziehung stehen meine Befunde in einem Widerspruche mit den Angaben von Kemnitz', der im Ovarium überhaupt kein Fett gefunden hat. »Wenn sich«, sagt er, . . . »weder in freien Eiern noch den Ovogonien Fett findet, so ist das mit ihrem Reichtum an Glykogen erklärt. Die Vermutung, daß die im Plasma der Ovogonien nach Carnoy-Fixierung typisch auftretenden Vacuolen einen fettigen Inhalt besitzen, ist also unzutreffend.« Dem gegenüber konnte ich mittels mehrerer Methoden, die, wie allgemein anerkannt, das Fett uns elektiv in den Zellen darzustellen erlauben, dieses in der ganzen Ovogenese feststellen. Die Fettgranula reagieren hier

ebenso wie in den männlichen Geschlechtszellen, färben sich also an Zupfpräparaten, die zuerst dem Formol ausgesetzt wurden, mittels Sudan III und Fettponceau intensiv rot, nach Einlegung der Eischläuche in FLEMMINGS Gemisch oder in 2%ige Osmiumsäure nehmen sie eine tiefe Schwärzung an, um hernach bei Terpentinbehandlung spurlos gelöst zu werden. An solchen Zellen sind dann viele helle, rundliche, vacuolenähnliche Räume zu beobachten (Fig. 30—37), die ich größtenteils für die Negative der gelösten Fettropfen ansehen muß. Was die Größe und Zahl der Fettgranula anbelangt, so sind sie in den Ovogonien im allgemeinen klein und ziemlich spärlich vorhanden, mit dem Wachstum der Ovocyte nehmen sie allmählich an Größe und Zahl zu, so daß das Plasma der ausgewachsenen Ovocyten (Fig. 40) mit ihnen reich beladen ist. Denselben Reichtum an Fettgranula zeigen auch ältere Ovocyten, die sich von der Rhachis losgelöst haben, wie auch junge Eier, die an ihrer Peripherie eine Membran aufweisen. Aber nicht nur die Geschlechtszellen, sondern auch die Rhachis (Fig. 39) enthält eine Menge von Fettkugeln, die in ihrer Mitte zu liegen kommen und an der Peripherie fehlen. Da einerseits in der Rhachis, anderseits im verjüngten Teile der Ovocyten, der mit der letzteren verwachsen ist, Fettgranula vorhanden sind, würde vielleicht ein Fetttransport aus der Rhachis in die Ovocyten anzunehmen sein; wenn dies der Fall sein würde, was mir ziemlich wahrscheinlich erscheint, so könnte angesichts dessen, daß an der Verwachsungsstelle keine Fettgranula zu finden sind, das Fett in einem gelösten und färberisch nicht darstellbaren Zustande, ähnlich wie bei der Fettresorption in das Darmepithel, aus der Rhachis in die Geschlechtszellen gelangen und sich durch eine chemische Metabolie in nachweisbaren Granula absetzen. Da ich auf Glykogen keine Proben anstellte, kann ich über diesen Plasmabestandteil nichts aussagen, daß aber anderseits den Geschlechtszellen der Ascariden Fettablagerungen zukommen, muß ich als unzweifelhaft bewiesen halten.

Bezüglich der Glykogenablagerungen könnten sich noch Fragen nach seiner Beziehung zu andern Plasmastrukturen aufwerfen. Daß sie weder mit dem GOLGIschen Apparate, noch mit den Mitochondrien identisch seien, ergibt sich schon daraus, daß erstere nach Alkohol- und CARNOY-Fixierung meistens spurlos aus der Zelle ausgelaugt werden, während letztere eben nach der erwähnten Behandlung in den Zellen erhalten bleiben. Für die Verschiedenheit der Mitochondrien von den Glykogenablagerungen sprechen weiter aufs schönste Bilder, die uns die Eier während der Befruchtung darbieten. An Befruchtungsstadien, in welchen das Spermium eine centrale Lage im Ei eingenommen hat, ist ersteres ringsum, wie aus MEVES' Arbeit und auch mir aus eigner Erfahrung bekannt ist,

durch eine mächtige Mitochondrienanhäufung umgeben, nun ist nach KEMNITZ' Untersuchungen eben diese Plasmazone um das Spermatozoon von Glykogen frei. Anderseits findet man rings um die Eikerne, die an der Eiperipherie ihre Reifungsteilungen durchmachen, keine Mitochondrien, dafür aber eine reichliche Glykogenansammlung (KEMNITZ). In den Befruchtungsstadien sind also bei *Ascaris* beide Strukturen deutlich topographisch getrennt, was wohl auch genügend für ihre Verschiedenheit spricht.

Zuletzt möchte ich noch einer Struktur Erwähnung tun, deren morphologischer Wert mir ziemlich unklar blieb und die an älteren Ovocyten der Wachstumszone nach SJÖVALLS Methode, nämlich nach längerem Einwirken des Formalins (wonach die Mitochondrien und der GOLGIsche Apparat ausgelaugt werden), zu erhalten war. Sie erscheint in Form von strangförmigen Gebilden (Fig. 41), die an der Peripherie der Zelle gelagert sind, eine verschiedene Topographie also vom Apparat und den Mitochondrien haben, sich mittels Osmiumsäure stark schwärzen und ihre Schwärzung nach Terpentineinwirkung behalten. Stellenweise liegen sie ziemlich lose, stellenweise vereinigen sie sich netzartig miteinander; an Präparaten, die von einem nach BENDA oder ALTMANN fixierten Material hergestellt wurden, ließen sie sich weder mittels E.H. noch mit Kristallviolett oder Säurefuchsin darstellen. Ihrem Aussehen nach zeigen sie eine gewisse Ähnlichkeit mit den peripheren Netzen der LEYDIGschen Zellen und den netzförmigen Strukturen, welche SMIRNOW, MEVES und SINIGAGLIA an den roten Blutkörperchen der Amphibien nachgewiesen haben. Die Ähnlichkeit beider Strukturen wird auch noch dadurch erhöht, daß es SMIRNOW gelungen ist, die peripheren Netze der Blutkörperchen auch mittels Osmiumsäure zu schwärzen. Es würde nun vielleicht möglich sein, daß die unsrerseits beschriebenen Strukturen der *Ascaris*-Ovocyten mit den letztgenannten Netzen identisch sind.

V. Schlußbetrachtungen.

Zu den interessantesten Problemen auf dem Gebiete der Mitochondrienforschung gehört wohl die Frage nach der Beziehung der Mitochondrien oder des Chondrioms, wie sie MEVES bezeichnet, zu der FLEMMINGschen Filarmasse. Sie wurde bekanntlich schon früher mehrere Male seitens BENDAS berührt und neuerdings wiederum seitens MEVES' in einigen Arbeiten eingehender diskutiert. Sollen wir nun dieser Frage näher treten, so ist zuerst auf die Angaben einzugehen, die sich auf die ruhende Zelle beziehen, um erst hernach das genetische Verhältnis, in

welchem die Polstrahlungen der in Teilung begriffenen Zelle zu dem Chondriom und Mitom der ruhenden zu verbleiben scheinen, zu besprechen.

Auf Grund von zahlreichen Untersuchungen, die Meves an embryonalen Zellen unternommen hat, äußert er sich folgendermaßen: »In den ruhenden Zellen junger Embryonen . . . sei an meinen Präparaten neben den Mitochondrien bzw. Chondriokonten eine Filarmasse überhaupt nicht erkennbar; von den zum Teil sehr langen Chondriokonten sei es wenig wahrscheinlich, daß sie ihrerseits noch wieder in Fäden eingelagert sind.« Weiter lesen wir: ». . . die Fäden, welche ich . . . als Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen beschrieben habe, sind Filarmasse im Sinne Flemmings.« Nun findet aber Meves an andern Zellen, daß das Chondriom nicht frei im Plasma zu liegen kommt, sondern daß seine Bestandteile, die oft in Form von kleinen Granula auftreten, durch eine specifische fadenförmige Zwischensubstanz zusammengehalten, beziehungsweise in sie eingelagert sind. Diesen Befund machte Meves an den Ovocyten des Kaninchens, wo er die diesbezüglichen Verhältnisse folgendermaßen schildert: »Das Fadenwerk, welches Flemming hier beschreibt, besteht nun zwar nicht aus Chondriokonten, wohl aber aus Chondriomiten im Sinne Bendas, d. h. Reihen von Mitochondrien, die durch eine weniger färbbare Zwischensubstanz verknüpft werden.« In den Eiern von *Ascaris megalocephala* hat Meves ähnlich, wie schon früher andre Autoren die Mitochondrien (Mikrosomen van Benedens) in Form von kleinen Granula gefunden, die seiner Ansicht nach frei im Plasma zu liegen kommen. Allerdings macht er dazu eine folgende Bemerkung: ». . . von einem Faden- oder Netzwerk . . . (habe) ich an meinen Präparaten nichts wahrgenommen . . . Das ist . . . kein Beweis gegen seine Existenz; denn es wäre leicht möglich, daß es infolge starker Osmierung unsichtbar geworden wäre.« Diesen Angaben gegenüber fand eine Reihe von Autoren die Mitochondrien (Mikrosomen) im *Ascaris*-Ei feinen Fädchen eingelagert. In diesem Sinne äußern sich van Beneden, Boveri, Kostanecki und Siedlecki, Retzius u. a. Kostanecki und Siedlecki sagen ausdrücklich: »Im ganzen Zelleibe ist ein feines Gerüst protoplasmatischer Fäden ausgebreitet . . .« Diese Fäden enthalten ihren Angaben nach die Mikrosomen (Mitochondrien). Und auch bei Retzius finden wir eine vollkommen ähnliche Angabe: »Dieses feine gekörnte Fasergerüst, . . . welches dem Mitom von Flemming entspricht, . . . besteht aus einem Geflecht von hier und da dichotomisch verästelten Fäserchen, denen die Körnchen eng angeschlossen sind. Wenn wir nun unsere Befunde mit den zuletzt genannten vergleichen, so ergibt sich mit

den Angaben Kostaneckis und Siedleckis, Retzius' u. a. eine vollkommene Übereinstimmung. Wie im vorangehenden Kapitel mehrere Male erwähnt wurde, fanden wir sowohl in den Ovocyten, wie auch in den jungen Eiern an den meisten Präparaten die Mitochondrien feinen Fädchen eingelagert, die insgesamt die Flemmingsche Filarmasse darstellen. Dabei muß aber ausdrücklich hervorgehoben werden, daß mir auch Präparate vorlagen, an denen die Mitochondrien scheinbar frei im Protoplasma, ähnlich wie dies Meves angegeben hat, verstreut waren. Diese Differenzen sind, wie schon Meves erwähnt hat, auf die zu energische Einwirkung der Osmiumsäure zurückzuführen, wodurch die Fädchen unsichtbar gemacht werden und nur die ihnen eingelagerten Mitochondrien sich färberisch darstellen lassen. Es fragt sich nun, welchen Bildern sollen wir mehr vertrauen, welche Bilder uns treuer die vitalen Verhältnisse darstellen. Darauf könnte man gewiß die sicherste Antwort dann geben, wenn sich die Beziehung der Mitochondrien zu dem Filargerüste an der lebenden Zelle verfolgen ließe. Nun wissen wir aber, wie wenige Zellen sich aus verschiedenen Gründen zur Untersuchung im vitalen Zustande eignen. In all diesen Fällen und sie sind die meisten, sind wir gezwungen, aus dem fixierten Materiale über die vitale Struktur uns zu orientieren. Angesichts nun dessen, daß das Filargerüst mit den ihm eingelagerten Mitochondrien nach verschiedener Fixierung (Sublimat-Eisessig, Sublimat-Osmium, Flemmings Gemisch, Altmanns Gemisch) und Färbung zu erhalten ist und nur bei der Überfixierung mittels Osmiumsäure unsichtbar wird, möchten wir das Mitomgerüst mit den Mitochondrien, wie es andre und wir selbst in den Ovocyten und Eiern von *Ascaris* gesehen haben, für den vitalen Verhältnissen entsprechend ansehen. Diese Annahme würde auch darin eine Stütze finden, daß fadenförmige Strukturen, die sicherlich keine Artefakte sind (Meves), wie die Polstrahlungen während der Mitose und wie die Strahlungen in den Leucocyten (Meves), bei Überfixierung in Osmiumsäure vollkommen in der Zelle nicht zu finden sind. Eine ganz ähnliche Beziehung zu der Filarmasse wie in den ovogenetischen Stadien, zeigten die Mitochondrien an meinen Präparaten auch in den Spermatocyten und in den somatischen Zellen (Darmepithelzellen, Muskelzellen) der Ascariden. Auch in den Blastomeren der Molluskenembryonen (Limneus, Planorbis), wie auch im Darmepithel älterer Insektenembryonen (*Aphis rosae*) konnte ich Verhältnisse finden, die für die Richtigkeit der erwähnten Anschauung sprechen. Wir möchten nun für manche Zellen eine Einlagerung der Mitochondrien in der Filarmasse annehmen. Auf diese Weise würde unsre Anschauung mit der neuerdings seitens Retzius geäußerten im Einklange stehen und

den Vorstellungen, die sich BENDA hinsichtlich der Beziehung der Mitochondrien zur Filarmasse gemacht hat, entsprechen. Sie würde uns auch erlauben, die Granulatheorie ALTMANNS mit der Filartheorie FLEMMINGS auf eine andre Weise, wie dies MEVES getan hat, miteinander zu vereinigen. Statt nämlich, wie MEVES, die Mitochondrien (Chondriosomen, Plastosomen), die den ALTMANNschen Granula entsprechen, und die Chondriokonten, die die ganze Filarmasse in manchen Zellen ausmachen sollen, unter dem Begriffe des Chondrioms zusammenzufassen, möchten wir für die erwähnten Objekte die Mitochondrien für einen »wohlcharakterisierten Bestandteil eines beschränkten Teiles« der Filarfäden (BENDA) ansehen.

Wenn wir nun daran festhalten, daß die Mitochondrien in den Ascaridenzellen und speziell im *Ascaris*-Ei einen Teil des Mitoms ausmachen, so würden wir kaum angesichts der Angaben, die uns aus der Literatur vorliegen, MEVES zustimmen können, wenn er vorschlägt (1907), die Bezeichnung Filarmasse nur auf die Polstrahlungen während der Zellenteilung einzuschränken. Wir wissen nämlich aus den eingehenden Untersuchungen VAN BENEDENS und KOSTANECKIS und SIEDLECKIS, daß die Polstrahlungen aus dem Mitom der ruhenden Zelle entstehen, was neuerdings seitens RETZIUS' bestätigt wurde. Angesichts dessen können wir bei *Ascaris* die Bezeichnung Filarmasse nur in dem Sinne, in welchem sie FLEMMING gebrauchte, anwenden und ihr sowohl das Fadengerüst der ruhenden Zelle, wie auch die Polstrahlungen der Teilungsstadien zurechnen, wobei die letzteren durch eine Umdifferenzierung, die mit dem Schwunde der Mitochondrienbestandteile verbunden ist, aus dem ersteren entstehen.

Eine zweite Frage, die ich hier nicht unberührt lassen will, ist die nach der Beziehung der Mitochondrien zu den Chromidien. Während MEVES in seinen früheren Arbeiten mehrere Male für eine Scheidung beider Strukturen voneinander eintrat, machte sich in einigen neueren Mitochondrienarbeiten das Bestreben kenntlich, beide Strukturen, soweit natürlich dies die Objekte erlaubten, aufeinander zurückzuführen und miteinander zu identifizieren. So kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die feinen Fädchen und Granula, die POPOFF in den Spermatocyten und Spermatiden von *Helix pomatia* gefunden und als Chromidien angesprochen hat, in der Tat, was sich aufs klarste aus den Untersuchungen BENDAS ergibt, größtenteils Mitochondrien darstellen. Dasselbe kann auch von den Chromidien gesagt werden, die WASSILIEFF in den spermatogenetischen Stadien von *Blatta germanica* gesehen hat. Aus den Untersuchungen, die DUESBREG an demselben Objekte unternommen hat, ergibt sich, daß die angeblichen Chromidien größtenteils Mitochon-

drien darstellen. So überzeugte sich weiter DUESBERG, daß die »Chromidien« in den spermatogenetischen Stadien von *Gryllotalpa* und *Locusta* (BUCHNER) auch den Mitochondrien zuzurechnen sind und denselben Standpunkt nahm auch OTTE bezüglich der Spermatogenese von *Locusta* ein. So wurden weiter die »Chromidien« in den Spermatocyten von *Gryllus* (BUCHNER) seitens FAURÉ-FREMIET auch als Mitochondrien erkannt. Auch wir mußten die »Chromidien«, die GOLDSCHMIDT in den Ovocyten von *Ascaris* beschrieben hat, den Mitochondrien zurechnen. Nun herrscht aber bekanntlich noch heute zwischen dem Begriffe des Chromidiums und dem des Chondrioms eine tiefgreifende Differenz. Das erstere soll aus dem Kerne stammen und während der Spermatogenese und Ovogenese von neuem in dem Zellenplasma erscheinen, um in den folgenden Stadien oder während der Mitose zu verschwinden (BUCHNER), das letztere stellt uns nach den einstimmigen Angaben mehrerer Autoren (BENDA, MEVES, DUESBERG, DINGLER u. a.) eine permanente Struktur dar, die von einer zur andern Zellengeneration erhalten bleibt und in keiner genetischen Beziehung zum Kerne steht. Wie sind nun diese Differenzen miteinander zu vereinigen? In Anlehnung an die Angaben FAURÉ-FREMIETS könnten wir die Mitochondrien als aus zwei Gruppen von Substanzen oder kürzer gesagt als aus zwei Substanzen zusammengesetzt annehmen, von denen die eine einen stabilen und permanenten Bestandteil der Mitochondrien bildet und nur gewöhnlich bei Anwendung der specifischen Mitochondrienmethoden in der Zelle erhalten bleibt, woraus sich eben die Permanenz der Mitochondrien ergibt, während die zweite nur in gewissen physiologischen Zuständen der Zelle in den Mitochondrien erscheint und auch nach Anwendung gewöhnlicher Fixiermittel im Plasma darzustellen ist, wodurch uns dann die Mitochondrien als transitorische Gebilde, also als Chromidien erscheinen. Letzteres wird hauptsächlich in denjenigen Fällen vorgetäuscht, wo es zu einer bestimmten Stelle des Plasmas zu einer Kumulation der Mitochondrien kommt, wodurch mächtige Mitochondrienanhäufungen, die der Kernmembran, wie z. B. in den Bukettstadien, eng anliegen, gebildet werden. In diesen Fällen würde es vielleicht möglich sein, daß diese zweite transitorische Substanz aus dem Kern in die Mitochondrien aufgenommen wird, woraus die große Affinität der Mitochondrien zu den Chromatinfarbstoffen zu erklären ist. Es könnte nun vielleicht die Mitochondrienlehre mit der Chromidienlehre auf diese Weise versöhnt werden, daß wir die Mitochondrien als plasmatische und permanente Strukturen ansehen, die chemischen Metabolien unterliegen, wobei letztere in manchen Fällen auf eine Aufnahme gewisser Kernsubstanzen zurückzuführen wären.

Die Annahme einer Mitochondrienmetabolie würde auch nichts in sich Befremdendes haben. So wissen wir, daß die Chondriokonten, die in den Myoblasten zu Myofibrillen (Duesberg) auswachsen und sich in den Bindegewebszellen zu Bindegewebsfibrillen verwandeln (Meves), ihre Affinität zu manchen Farbstoffen ändern, was wohl nur auf ihre chemische Metabolie zurückzuführen ist. Ganz ähnlich sollen sich auch die Mitochondrien während der Secretproduktion in den Drüsenzellen verhalten (Altmann, Regaud, Hoven u. a.), obwohl hier in manchen Fällen die Verhältnisse komplizierter vorzuliegen scheinen, indem auch dem Kern ein Anteil an der Secretproduktion mancherseits (Garnier, Gilson, Maziarski) zugeschrieben wird. Ähnlich konnten wir auch in den Spermatocyten von *Ascaris* eine Umwandlung der Mitochondrien in Glanzkugeln und in den Ovocyten in Dotterkugeln feststellen, welche Vorgänge durch tiefgreifende Metabolien bewirkt werden.

Wie in den Geschlechtszellen würden sich auch in manchen somatischen Zellen gewisse Strukturen, die als Chromidien beschrieben wurden, auf die Mitochondrien zurückführen lassen. Bekanntlich läßt Moroff die Muskelfibrillen in den Myoblasten der Copepoden aus Chromidien sich entwickeln, die durch eine Auflösung des Kernes entstehen sollen. Diese Angaben würden uns angesichts zahlreicher Untersuchungen, die anderseits bezüglich der Genese der Muskelfibrillen an verschiedenen Objekten unternommen wurden, wenig zutreffend erscheinen. So konnte Godlewski nichts wahrnehmen, was für eine Genese der plasmatischen Fibrillen, die zu Muskelfibrillen werden, sprechen würde. Meves und Duesberg halten die Muskelfibrillen direkt für Mitochondrienderivate. Auch Nusbaum, der sich mit dieser Frage an den Myoblasten von *Ligia oceanica* beschäftigte, hält die Granula, welche den Muskelfibrillen den Anfang geben, für plasmatische Gebilde, die uns hoffentlich Mitochondrien darstellen. Unlängst konnte Fräulein Krimmel die Genese der Muskelfibrillen eben bei den Copepoden untersuchen, worüber sie sich folgendermaßen äußert: »In bezug auf die Muskeln möchte ich nur so viel sagen, daß meine Bilder keine Stütze zu liefern scheinen für die Anschauung, welche Moroff ausgesprochen hat . . . Vielmehr tritt die Bildung der Muskelfibrillen als inneres Plasmaprodukt der Muskelzellen gerade bei den Copepoden sehr schön zutage.« Auch die Angaben Moroffs, die er bezüglich der Genese der Nesselkapseln in den Nematocyten und Spirocyten bei *Anemonia* machte, stehen in Widerspruch mit den Angaben Chuns und Schneiders, welcher die Annahme einer nucleären Herkunft dieser Organellen, die schon vor Moroff Murbach äußerte, als unrichtig anspricht. Angesichts dessen, daß die chromidiale Natur der Nesselkapseln

unsicher ist, würde man auch für diese Gebilde eine mitochondriale Herkunft vermuten können.

Zuletzt sei noch auf eine dritte Frage eingegangen, nämlich auf die nach der Beziehung der Chromidien zum Golgischen Apparat. Zu ihr hat schon früher, was vielleicht interessant ist, einer der Chromidienforscher, nämlich Popoff, Stellung genommen. Nachdem es ihm gelungen ist, die Chromidien in den Spermatocyten und Spermatiden von *Helix* mittels Osmiumsäure nach Anwendung der Sjövallschen Methode zu schwärzen, kommt er zu dem folgenden Schluß: »Die Schwärzung der Chromidien mit den Osmiumsäuremethoden zeigt ferner die Homologie zwischen denselben und dem Binnennetz der Ganglienzellen und folglich auch mit dem letzterem homologen Centrophormium Ballowitz'«. Obwohl dadurch ein im allgemeinen richtiger Schritt gemacht wurde, muß diese Annahme nur insofern korrigiert werden, daß nämlich in den genannten Zellen, was aus den Untersuchungen Bendas hervorgeht, nicht alle Chromidien, sondern nur die dickeren Stränge (Pseudochromosomen), die Benda als Archoplasmaschleifen bezeichnete und die auch schon andern Autoren (Gebrüder Zoja) unter dem Namen »corpo poliedrico« bekannt waren, dem Golgischen Apparate entsprechen, während die dünneren Fädchen den Mitochondrien zuzurechnen sind. Ähnlich wie die »Chromidien«, beziehungsweise Pseudochromosomen der männlichen Geschlechtszellen von *Helix* dem Golgischen Apparate entsprechen, würden auch die dicken strangförmigen Gebilde, die seitens Popoffs in den wachsenden Ovocyten von *Paludina vivipara* gefunden und als Chromidien gedeutet wurden, mit dem Binnennetz identisch sein. Dafür spricht ihre Topographie und ihr Aussehen in den Bukettstadien beider Zellenarten, wie auch die hernach eintretende diffuse Verteilung der »Chromidien« im Plasma, die Sjövall in den Ovocyten der Säugetiere vom Golgischen Apparat festgestellt hat. Ähnlich wie Popoff ist es auch uns gelungen, verschiedene Gebilde, die in den Spermatocyten, Spermatiden und Spermatozoen von *Ascaris* seitens andrer Autoren als chromidiale Körper angesprochen wurden, auf den Golgischen Apparat zurückzuführen. Diese Beispiele, deren Zahl aus der Literatur noch erheblich vermehrt werden könnte (dem Golgischen Apparate gehören auch die mächtigen Chromidien, die Jörgensen in den Ovocyten von *Proteus* gefunden hat an), deuten nun ganz sicher darauf hin, daß, wie gewisse Chromidien mit der Zeit als Mitochondrien erkannt wurden, so lassen sich anderseits in vielen Zellenarten die Chromidien mit dem Golgischen Apparat identifizieren. Dadurch wird zwischen der Lehre vom Golgischen Apparat und der Chromidienlehre ein Kontakt erreicht,

der einem jeden Cytologen wohl sehr erwünscht sein würde. Dennoch scheinen zwischen den Chromidien und dem Golgischen Apparat gewisse Differenzen zu herrschen, die noch einer näheren Erläuterung bedürfen: Wie schon vorher angedeutet wurde, weisen die Chromidien während der Spermatogenese und Ovogenese keine Permanenz auf, anderseits, wie wir aus den Untersuchungen Sjövalls und den äußerst gründlichen Beobachtungen Perroncitos wissen, womit unsre Befunde an *Ascaris* im Einklange stehen, bleibt der Golgische Apparat während der sämtlichen spermatogenetischen Stadien bis zur Spermatide erhalten. Perroncito konnte auch seine Permanenz während der Zellenmitose feststellen. Ich glaube nun, man könnte diese Differenzen auf eine ähnliche Weise erklären, wie dies schon bezüglich der Mitochondrien erwähnt wurde. In denjenigen Fällen, wo der Kontakt des Golgischen Apparates mit der Kernmembran wie in den Bukettstadien äußerst innig ist, würde es möglich sein, daß der Apparat gewisse Kernsubstanzen in sich aufnimmt, darauf würde dann sein »deutlicheres Auftreten«, wovon mancherseits gesprochen wurde (Popoff), zurückzuführen sein. In denjenigen Fällen, wie z. B. bei *Ascaris*, wo der Apparat keine innige topographische Beziehung zum Kern aufweist, dennoch aber in manchen Stadien (Spermatiden und Spermatozoen) eine ziemlich große Affinität zu manchen basischen Farbstoffen zeigt (Safranin) würde anzunehmen sein, daß dies durch eine Aufnahme seinerseits gewisser Substanzen aus dem Plasma bewirkt wird, die sich färberisch ähnlich wie das Chromatin verhalten. Daraus würde sich auch eine andre Beziehung zum Kerne ergeben, für welche die Untersuchungen van der Strichts zu sprechen scheinen. Van der Sricht konnte in den Ovocyten von *Vesperugo noctula* gewisse Strukturen in der Nähe des Kernes beobachten, die sich aus den Mitochondrien entwickeln sollen und die er nach Heidenhain als Pseudochromosomen bezeichnete. Diese »Pseudochromosomen«, die unzweifelhaft, was schon Sjövall hervorgehoben hat, dem Golgischen Apparate entsprechen, zerfallen während des weiteren Wachstums der Ovocyte in kleine »Mitochondrien«, welche sich an der Peripherie des jungen Eies ansammeln. Nun finden wir in der Arbeit van der Strichts auf Fig. 63, die uns ein junges, zweizelliges Furchungsstadium darstellt, wiederum mächtige »Pseudochromosomen« dicht um die Furchungskerne gelagert. Wenn wir nun in Betracht ziehen, daß während der Furchungsstadien die Kernsubstanz bedeutend anwächst, was unlängst seitens Godlewskis für den Seeigelkeim mittels der Meßmethoden festgestellt wurde, wenn wir weiter erwägen, daß die Kerne der Furchungsstadien chromatinreicher werden, was mir aus der Entwicklung des Insekteneies gut bekannt ist, so würde es vielleicht

möglich sein anzunehmen, daß die »Pseudochromosomen«, die dem Golgischen Apparat im *Vesperugo*-Ei entsprechen, gewisse Substanzen den Furchungskernen zuführen, die zur Vermehrung ihres Volums und ihres Chromatingehalts beitragen. Wir würden somit im Golgischen Apparate ein Zellenorgan vor uns haben, welches in dem Substanzenaustausche, der zwischen Kern und Plasma besteht und die Kernplasmarelation der Zelle bestimmt, die Rolle eines Vermittlers spielt. Obwohl diese Annahmen auch einen hypothetischen Charakter tragen, würde ihr Ziel doch vielleicht erreicht sein, wenn sie zu kritischen Betrachtungen und weiteren Nachuntersuchungen auffordern würden.

Wie schon vorher erwähnt wurde, konnte Sjövall den Golgischen Apparat nur in den Spermatiden der Maus und des Meerschweinchens beobachten, während seine Anwesenheit im fertigen Spermatozoon nicht festgestellt wurde. Ähnlich konnte auch Perroncito diese Struktur im vollkommen entwickelten Spermium nicht wahrnehmen. In dieser Hinsicht würden meine Befunde unsre Kenntnisse vom Golgischen Apparate insofern erweitern, als es mir gelungen ist, bei *Ascaris* den Golgischen Apparat auch im fertigen Spermatozoon nachzuweisen, was Weigl[1]) für die Spermatozoen von *Helix* und *Cavia* im hiesigen Laboratorium festgestellt hat. Auch über den Golgischen Apparat des jungen Eies, welches vor der Befruchtung steht, sind wir bis jetzt ganz unsicher orientiert. Zwar sollen nach den Untersuchungen van der Strichts die Pseudochromosomen in feine Körnchen zerfallen und letztere sich an der Eiperipherie ansammeln, da sie sich aber in ihrem Aussehen nicht von den gewöhnlichen Mitochondrien unterscheiden lassen, letztere aber auch, wie wir aus den Untersuchungen Bendas wissen, in Säugetiereiern eine ähnliche Wanderung gegen die Eiperipherie durchmachen, konnte über den Golgischen Apparat des jungen Eies überhaupt nichts Sicheres angegeben werden. Nach den Angaben Sjövalls ist der Golgische Apparat schon in den älteren Ovocyten des Meerschweinchens nicht nachzuweisen. Dem gegenüber eignet sich *Ascaris* sehr zur Klärung dieser Frage. Sowohl in den Ovogonien, wie Ovocyten erscheint der Apparat als eine Struktur, die von allen übrigen Bestandteilen des Plasmas, also auch den Mitochondrien, durch seinen morphologischen Charakter leicht zu unterscheiden ist; denselben behält sie auch im jungen Ei, weswegen ihre Anwesenheit auch hier sicher festgestellt werden konnte.

In den vorangehenden Zeilen wurde der Versuch gemacht, die Chromidien einerseits auf die Mitochondrien, anderseits auf den Golgischen

[1]) Die betreffende Arbeit ist inzwischen im Bull. de l'Acad. d. Sc. d. Cracovie 1912 erschienen.

Apparat zurückzuführen und mit diesen Strukturen zu identifizieren. Wenn dies uns auch in den meisten Fällen für die Chromidien zutreffend erscheint, muß dennoch hervorgehoben werden, daß aus verschiedenen Zellen Strukturen bekannt sind, die sicher aus dem Kern stammen und weder den Mitochondrien noch dem Golgischen Apparat zuzurechnen sind. Beispielsweise erwähne ich den Nucleolus, der während der ersten Reifungsteilung bei *Limax maximus* nach den Untersuchungen Obsts aus dem Kern in das Plasma ausgestoßen wird; ähnliches haben Kostanecki und Wheeler in den Eiern von *Myzostoma glabrum* beobachtet. In den Spinndrüsen der Schmetterlingsraupen hat Maziarski auch eine Abgabe von Nucleolen ans Plasma wahrgenommen. Ferner würden hier die Chromatinelemente zu nennen sein, die während der Diminutionsvorgänge, welche aus der Embryonalentwicklung verschiedener Tiergruppen (Boveri: *Ascaris*, Haecker: Copepoda, Kahlen: Insekten [Cecidomyidae]) bekannt sind, seitens der Chromosomen ans Plasma abgegeben werden. Alle diese Gebilde, deren Zahl sich aus der Literatur noch erheblich vergrößern ließe, würden dem Begriffe des Chromidiums entsprechen und für sie würde diese Bezeichnung anzuwenden sein.

Literaturverzeichnis.

1. Altmann, R. Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1894.
2. Benda, C. Die Mitochondria. Ergebnisse d. Anatom. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. XII. 1903.
3. —— Neuere Mitteilungen über die Histogenese des Säugetierspermatozoon. Verhandlungen d. phys. Gesellsch. Berlin 1897.
4. —— Über die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten. II. Die Histogenese der Spermien. Ebenda 1898.
5. —— Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Ebenda 1899.
6. —— Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Secretgranulationen, nebst kritischen Bemerkungen. Ebenda 1900.
7. Beneden, E. van. Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. Archives de Biologie. T. IV. 1883.
8. —— L'appareil sexuel femelle de l'Ascaride mégalocéphale. Ebenda.
9. Beneden, N. van et Julin, Ch. La spermatogenèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. Belgique. Sér. 3. T. VII. 1884.
10. Beneden, E. van et Neyt, A. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. Belgique. Sér. 3. T. XIV. 1887.
11. Boveri, Th. Zellenstudien I—IV. Jena 1887, 1888, 1890, 1891.
12. Brauer, A. Zur Kenntnis der Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. XLII. 1893.

13. Buchner, P. Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Archiv f. Zellforschung. Bd. III. 1909.
14. Carnoy, J. B. et Lebrun, H. La fécondation chez l'Ascaris megalocephala. La Cellule. T. XIII. 1897.
15. Dingler, M. Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum.) Archiv f. Zellforsch. Bd. IV. 1910.
16. Duesberg, J. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. LXXI. 1907.
17. —— Sur l'existence des mitochondries dans l'œuf et l'embryon d'Apis mellifica. Anat. Anzeiger. Bd. XXXII. 1908.
18. —— La spermiogenèse chez le Rat. Archiv f. Zellforsch. Bd. II. 1908.
19. —— Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. Anat. Anzeiger. Bd. XXXV. 1910.
20. —— Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. Archiv f. Zellforsch. Bd. VI. 1911.
21. —— Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. Archiv f. Zellforsch. Bd. IV. 1910.
22. Erlanger, R. Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas der caryokinetischen Spindel und des Centrosoms. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.
23. —— Über die Befruchtung und Teilung des Ascaris-Eies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII. 1898.
24. —— Über die Befruchtung und ersten Teilungen des Eies von Ascaris megalocephala nebst allgemeinen Betrachtungen über den Bau des Protoplasmas, der Spindel und des Centrosoms. Verhandlungen d. deutsch. zool. Gesellsch. 1898.
25. Fauré-Fremiet, M. E. La continuité des mitochondries à travers des générations cellulaires et le rôle de ces éléments. Anat. Anz. Bd. XXXVI.
26. —— Etude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. Arch. de micr. Anatom. T. XI.
27. Fürst, E. Über Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LII. 1898.
28. Godlewski, E. (jun.). Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LX. 1902.
29. Goldschmidt, R. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden). Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. XXI. 1904.
30. Heidenhain, M. Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondriomiten und Archoplasmaschleifen. Anat. Anzeiger. Bd. XVIII. 1900.
31. —— Beiträge zur Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXV. 1890.
32. Held, H. Beobachtungen am tierischen Protoplasma. I. Drüsengranula und Drüsenprotoplasma. Arch. f. Anat. u. Physiol., Abt. f. Anat. 1899.

33. Hertwig, O. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für eelluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
34. Hirschler, J. Cytologische Untersuchungen an Asearidenzellen. Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie. 1910.
35. —— Über einige strittige Fragen der Asearíden-Cytologie. Verhandlungen d. VIII. Internat. Zoolog.-Kongresses in Graz 1912.
36. Hoven, H. Sur l'histogenèse du système nerveux périphérique et sur le rôle des ehondriosomes dans la neurofibrillation. Areh. de Biologie. T. XXV.
37. —— Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du ehondriome dans la séerétion. Anat. Anzeiger. Bd. XXXVII. 1910.
38. Jörgensen, M. Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus. (Die Wachstumsperiode.) Festsehrift f. R. Hertwig. Bd. I. 1910.
39. Kemnitz, G. v. Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Ein Beitrag zur physiologisch-chemischen Morphologie der Zelle. Archiv f. Zellforseh. Bd. VII. 1912.
40. Kostanecki, K. u. Siedlecki, M. Über das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1896.
41. Kostanecki, K. Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum. Ebenda. Bd. LI. 1898.
42. Kultschitzky, N. Die Befruchtung bei Ascaris megaloeeph. Ebenda. Bd. XXXI. 1888.
43. Lukjanow, S. M. Einige Bemerkungen über sexuelle Elemente beim Spulwurm des Hundes. Ebenda. Bd. XXXIV. 1889.
44. Marcus, H. Über die Beweglichkeit der Ascarisspermien. Biolog. Centralblatt. Bd. XXVI. 1906.
45. —— Ei und Samenreife bei Ascaris canis (Werner, Asc. mystax). Areh. f. mikr. Anat. Bd. LXVIII. 1906.
46. —— Ein Rhachiskern bei Ascariden. Biolog. Centralblatt. Bd. XXV. 1905.
47. Mayer, A. Zur Kenntnis der Samenbildung bei Asearis megaloeephala. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. XXV. 1908.
48. —— Zur Kenntnis der Rhaehis im Ovarium und Hoden der Nematoden. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXX. 1906.
49. Maziarski, S. Recherehes eytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandes filières des larves des lepidoptères. Arehiv f. Zellforsch. Bd. VI. 1911.
50. Meves, F. Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meersehweinchens. Areh. f. mikr. Anat. Bd. LIV. 1899.
51. —— Über den von la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzelle. Ebenda. Bd. LVI. 1900.
52. —— Struktur und Histogenese der Spermien. Ergebnisse der Anat. und Entwieklungsgeseh. Bd. XI. 1901.
53. —— Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung naeh Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI. 1903.
54. —— Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Areh. f. mikr. Anat. Bd. LXX. 1907.

55. Meves, F. Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anzeiger. Bd. XXXI. 1907.
56. —— Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXII. 1908.
57. —— Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes, sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Ebenda. Bd. LXXV. 1910.
58. —— Über Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. Anat. Anzeiger. Bd. XXXVI. 1910.
59. —— Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVI. 1911.
60. Meves, F. und Duesberg, J. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro L.). Ebenda. Bd. LXXI. 1908.
61. Meyer, O. Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXIX. 1895.
62. Munk, H. Über Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858.
63. Moroff, Th. Die physiologische Bedeutung des Kernes bei der Entstehung der Muskeln. Zentralblatt f. Physiologie. Bd. XXII. 1909.
64. —— Entwicklung der Nesselzellen bei Anemonia. Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.
65. Nusbaum, J. Materyały do embryologii i histogenii równonogów. Rozprawy Akad. Umiejetn. Kraków. 1893.
66. Nussbaum, M. Über die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. XXIII. 1884.
67. Otte, H. Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. XXIV. 1907.
68. Perroncito, A. Contributo allo studio della biologia cellulare. (Mitocondri, Cromidii e Apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche.) Atti R. Accad. d. Lincei. 1910.
69. —— Beiträge zur Biologie der Zelle (Mitochondrien, Chromidien, Golgisches Binnennetz in den Samenzellen). Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVII. 1911.
70. Popoff, M. Eibildung von Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Mit Anhang: In der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX. 1907.
71. —— Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (= Mitochondria) der Geschlechtszellen. Anatom. Anzeiger. Bd. XXIX. 1906.
72. Regaud, C. Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein (chez les ophidiens et les amphibiens). Compt. Rend. de la Soc. de Biolog. T. LXVI. 1909.
73. Regaud, C. et Mavas. Sur la structure du protoplasme (ergastoplasme, mitochondries, grains de ségrégation) dans les cellules sérozymogènes des acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelques glandes salivaires des mammifères. Compt. Rend. de l'Assoc. des Anatomistes. 1909.
74. Retzius, G. Untersuchungen an Eiern von verschiedenen Wirbellosen und Wirbeltieren. Biolog. Untersuchungen. Bd. XVI. 1911.
—— Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Eier von Ascaris megalocephala. Ebenda.

75. Romieu, M. La réduction plasmatique dans la spermatogenèse de l'ascaris megalocephala. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris 1911.
—— La spermiogenèse chez l'ascaris megalocephala. Arch. f. Zellforschung. Bd. VI. 1911.
76. Rubaschkin, W. Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. Anat. Hefte. Hft. 125.
77. Sala, L. Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895.
78. Scheben, L. Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von Ascaris megalocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIX. 1905.
79. Schneider, K. C. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
80. Schoonjans, H. Etude sur la phase d'accroissement des ovocytes chez Ascaris megalocephala bivalens. Bull. de la Soc. R. d. Sc. méd. et nat. de Bruxelles 1909. (Mir nicht zugänglich gewesen.)
81. Sjövall, E. Über eine Ependymcyste embryonalen Charakters (Paraphyse?) im dritten Hirndivertikel mit tödlichem Ausgang. Zugleich eine Beobachtung wahrer lipochromer Veränderungen mit Auftreten von »Halbmondkörperchen«. Beiträge z. patholog. Anatomie. Bd. XLVII. 1910.
82. —— Ein Versuch, das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Ovogenese zu homologisieren. Anat. Anzeiger. Bd. XXVIII. 1906.
83. Smirnow, A. E. Die prolongierte Osmiummethode nach Fr. Kopsch als ein Mittel zur Darstellung einiger Strukturen in den Erythrocyten des Siredon pisciformis. Anatom. Anzeiger. Bd. XXIX. 1906.
84. Tretjakoff, D. Die Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV. 1905.
85. Van der Stricht, O. La structure de l'œuf de Chauve-souris (V. noctula). Verhandlungen d. anat. Gesellsch. 1905.
86. —— La structure de l'œuf des Mammifères. 1. Partie. L'oocyte au stade de l'accroissement. Arch. d. biologie. T. XXI. 1904.
87. —— La structure de l'œuf des Mammifères (Chauve-souris). Vesperugo noctula. 3. Partie: L'oocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la maturation, au stade de la fécondation et au début de la segmentation. Mémoires Acad. R. de Belgique Cl. d. Sc. Sér. II. 1909.
88. Wasilewsky, V. Die Keimzone in den Genitalschläuchen von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. XLI. 1893.
89. Wassilieff, A. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Ebenda. Bd. LXX. 1907.
90. Weigl, R. Vergleichend-cytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und dessen Verhältnis zu andern Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bulletin de l'Acad. d. Sc. Cracovie. 1912.
91. Zacharias, O. Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Ebenda. Bd. XXX. 1887.
92. Zoja, L. e R. Intorno ai plastiduli fucsinofili (Bioblasti dell' Altmann). Memorie del r. Istitut. Lombard. d. Sc. e Lett. Cl. di mat. e natur. Vol. XVI. 1891.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren wurden unter dem Zeissschen Mikroskop mittels Camera lucida bei Oc. 4 und Obj. Homog. Immersion Ap. 1/12 gezeichnet.

Tafel XX.

Fig. 1. Spermatogonien in Teilung begriffen (Sjövallsche Apparatmethode).

Fig. 2—4. Spermatocyten steigenden Alters aus der Wachstumszone. (Dieselbe Methode.)

Fig. 5. Jüngste Spermatocyten der Wachstumszone. (Bendasche Mitochondrienmethode.)

Fig. 6 u. 7. Ältere Spermatocyten der Wachstumszone. (Dieselbe Methode.)

Fig. 8. Ein Spermatocyt während der zweiten Reifungsteilung. (Dieselbe Methode.)

Fig. 9. Ein Spermatocyt während der ersten Reifungsteilung. (Dieselbe Methode.)

Fig. 10. Junge Spermatide. (Sjövallsche Apparatmethode.)

Fig. 11. Ältere Spermatide. (Bendasche Mitochondrienmethode.)

Fig. 12—14. Ältere Spermatiden. (Sjövallsche Apparatmethode.)

Fig. 15. Ältere Spermatide. (Bendasche Mitochondrienmethode.)

Fig. 16—18. Noch ältere Spermatiden. (Konservierung: Sublimat + Osmiumsäure, Färbung: Eisen-Hämatoxylin.)

Fig. 19 u. 20. Von den Spermatiden losgelöste Plasmalappen. (Dieselbe Methode.)

Fig. 21—23. Ältere Spermatiden. (Sjövallsche Apparatmethode.)

Fig. 24. Fertiges Spermatozoon. (Bendasche Mitochondrienmethode.)

Fig. 25 u. 26. Fertige Spermatozoen. (Sjövallsche Apparatmethode.)

Fig. 27. Ausgewachsene Spermatocyten. (Dieselbe Methode.)

Fig. 28. Spermatocyt während der zweiten Reifungsteilung. (Dieselbe Methode.)

Fig. 29. Spermatocyt während der ersten Reifungsteilung. (Dieselbe Methode.)

Fig. 30—32. Ovocyte steigenden Alters. (Dieselbe Methode.)

Fig. 36 u. 37. Ältere Ovocyte. (Bendasche Mitochondrienmethode.)

Fig. 38. Ein vom Ovocyt losgelöster Polardiskus. (Dieselbe Methode.)

Tafel XXI.

Fig. 33. Junges Ei. (Sjövallsche Apparatmethode.)

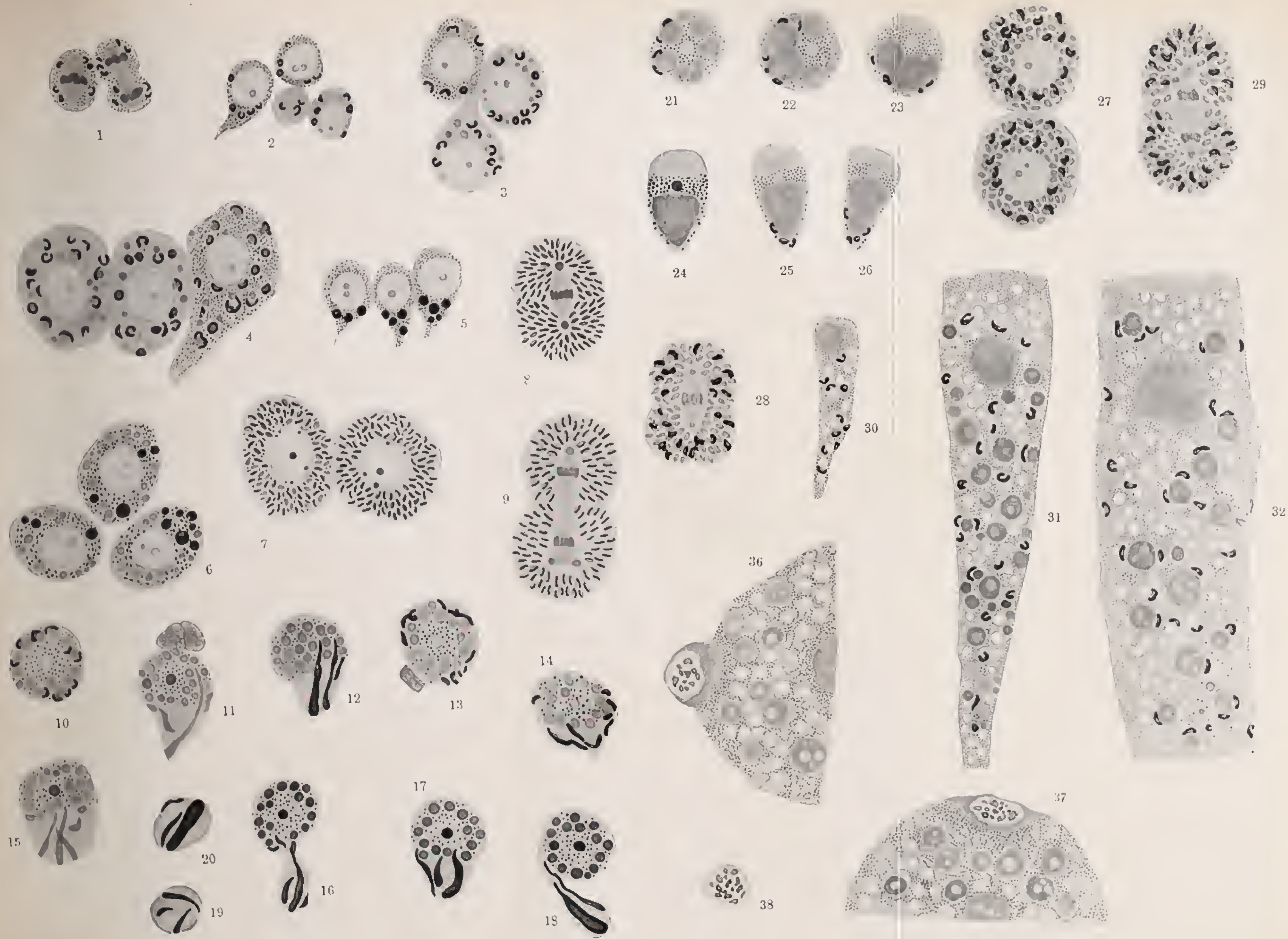
Fig. 34. Ei mit primärer Eihülle. (Dieselbe Methode.)

Fig. 35. Junges Ei. (Bendasche Mitochondrienmethode.)

Fig. 39. Querschnitt durch die Rhachis des Ovarialschlauches. (Dieselbe Methode.)

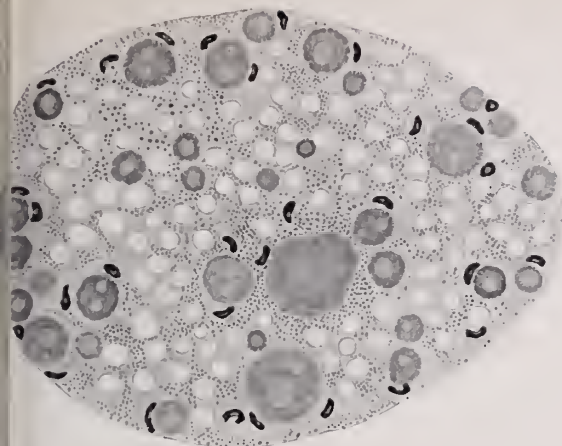
Fig. 40. Ausgewachsene Ovocyte. (Konservierung: Flemmings Gemisch.)

Fig. 41. Ältere Ovocyte. (Sjövallsche Apparatmethode.)

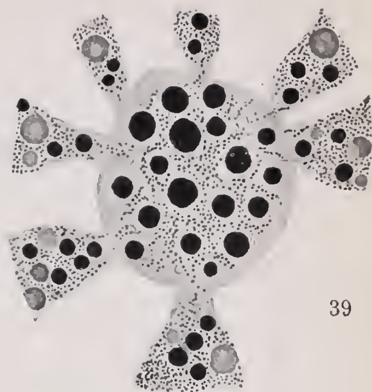


Hirschler.

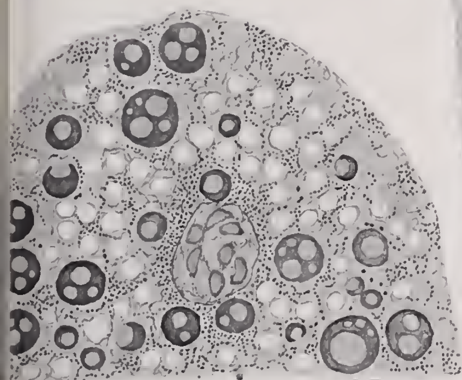
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



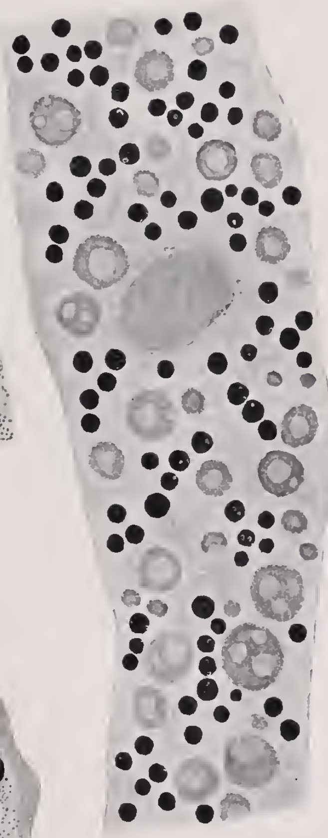
33



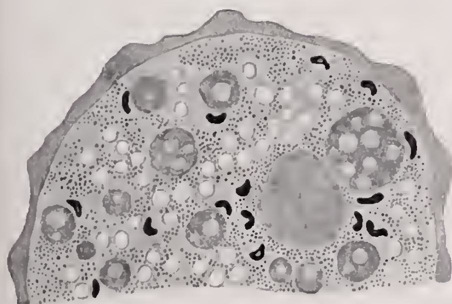
39



35



40



34



41

…schler

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden.

I. Über die Spermatogenese der Skorpione.

Von

Iwan Sokolow.

(Aus dem Zootomischen Laboratorium der Universität St. Petersburg.)

Mit 1 Textfigur und Tafel XXII—XXIII.

In den letzten 10—15 Jahren sind die spermatogenetischen Vorgänge zum Gegenstande einer großen Reihe von Untersuchungen geworden, denen das mannigfachste Material zugezogen wurde. Trotzdem sind doch noch kleinere oder größere Gruppen übrig geblieben, welche in dieser Hinsicht noch sehr wenig oder gar nicht erforscht sind. Hierher gehört u. a. die verschiedenartige Gruppe der Arachniden, wo die spermatogenetischen Untersuchungen noch sehr dürftig sind. Der Zweck der vorliegenden Studien zunächst ist, diese Lücke in unsern Kenntnissen, wenn auch nur teilweise, auszufüllen. Selbstverständlich wird man aber im Laufe der Untersuchungen auch auf Fragen stoßen, die ein weiteres, allgemeineres Interesse beanspruchen könnten.

Kurze Literaturübersicht. Unter den Arachniden ist die Spermatogenese am besten in der Ordnung der Araneinen bekannt. Abgesehen von den älteren Angaben Gilsons (84) und Carnoys (85) muß hier zunächst die ausführliche Arbeit J. Wagners (96) genannt werden. Der Verfasser beschreibt die Spermatogenese bei mehreren Spinnenarten, beginnt aber mit den Spermatocyten I. Ordnung. Die feinen spermiohistogenetischen Vorgänge sind von Bösenberg (05) und zwar an einem sehr verschiedenartigen Material behandelt. Seit 1900 ist eine Reihe von Arbeiten von Louise Wallace (00, 04, 05, 09) meist über *Agelena* veröffentlicht worden, die aber vorwiegend die Reduktionserscheinungen

und die interessante Frage über die Heterochromosomen besprechen. Eine wichtige Arbeit, welche ebenfalls in erster Linie die Reduktionsvorgänge und die Heterochromosomenfrage berührt, ist die von MONTGOMERY (05), angestellt an *Lycosa*.

Die Phalangiden wurden hinsichtlich ihrer Spermatogenese von GILSON (84), CARNOY (85), hauptsächlich aber von BÖSENBERG (05) erforscht. KOLTZOFF (09) beschrieb bei *Opilio* einen Encystierungsvorgang der Spermien, ähnlich demjenigen bei den Spinnen.

Von den übrigen Ordnungen weiß man so gut wie gar nichts. Für die Skorpioniden existieren nur die alten Angaben von METSCHNIKOFF (68), welcher bei einem nicht näher bestimmten Skorpion aus der Krim (wahrscheinlich *Euscorpius tauricus* Coch.) in großen Zügen die Spermatogenese schildert, sodann von GANIN (69) und diejenigen von GILSON (84) und CARNOY (85). Die Acarinen wurden von GILSON (84) und neulich von NORDENSKIÖLD (09) und von SAMSON (10) behandelt. Für die Solipugiden, Thelyphoniden und Pseudoskorpioniden dagegen fehlen meines Wissens die bezüglichen Angaben fast gänzlich [vgl. vielleicht noch BIRULA (94), TARNANI (96), CRONEBERG (88)].

Material und Technisches. Die vorliegenden Untersuchungen beziehen sich zunächst auf ein Material, welches ich während meines Aufenthaltes im Frühjahr 1911 in Villa-franca gesammelt habe. Die Art, welche man dort ziemlich überall unter den Steinen trifft, ist *Euscorpius carpathicus* L. Die erwachsenen Männchen sind leicht von den Weibchen dadurch zu unterscheiden, daß ihr Endsegment, welches die Giftdrüsen enthält, stark angeschwollen ist. (Für junge Exemplare scheint das nicht zuzutreffen und man orientiert sich am besten an der Anzahl der Kammzähne.) Männchen sind seltener als Weibchen.

Dank der Liebenswürdigkeit des Marinearztes Herrn N. A. PANOW, habe ich im Herbst 1911 einige männliche Exemplare *Buthus eupeus* Koch. aus der Umgebung von Baku erhalten.

Außerdem brachte mir mein Kollege V. M. SCHÜTZ auf meine Bitte im Januar 1912 mehrere Exemplare *Euscorpius carpathicus* aus Villafranca.

Den genannten Herren möchte ich auch hier meinen herzlichen Dank aussprechen.

Bei lebenden Exemplaren wurde rasch der Giftstachel und die Extremitäten mit einer Schere abgeschnitten und die beiden Hoden unter der Lupe in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert.

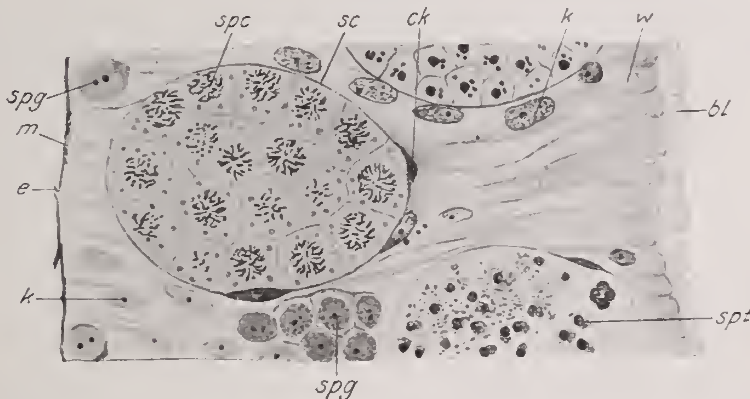
Zum Fixieren diente Sublimat-Essigsäure und das GILSONsche Gemisch. Schnitte von 5, 7,5 und 10 μ Dicke wurden mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und mit BIONDI-Lösung gefärbt. Zur Mitochondriendarstellung wurde die alte BENDAsche Methode, sowie auch solche, modifiziert nach den Vorschriften von MEVES und DUESBERG (08), angewandt. Aber auch sonst waren die Mitochondrien gut sichtbar, sogar auch bei E.H.-Färbung nach Fixieren in Sublimat-Essigsäure.

In der Anwendung der BENDAschen und BIONDIschen Methode bin ich von dem Herrn Assistenten der zoologischen Station zu Villa-franca, F. A. SPITSCHAKOFF unterrichtet worden, wofür ich mich ihm zu verbindlichstem Danke verpflichtet fühle, ebenso wie für die vielen Ratschläge und Anweisungen.

Spermatogenese bei Euscorpius carpathicus L.

Genitalapparat. Die Hoden liegen zu beiden Seiten des Körpers. Jeder von ihnen besteht eigentlich aus zwei parallelen Längsröhren, die durch vier Queranastomosen miteinander verbunden sind, so daß drei viereckige Maschen entstehen. Von der inneren Ecke der vordersten Masche jedes Hodens entspringt das Vas deferens. Es führt zu den Samenblasen, auf deren Bau nicht näher eingegangen zu werden braucht.

Textfigur.



Teil eines Querschnittes durch eine Hodenröhre. Vergr. 460/1. *w.* Wandzellen; *k.* ihre Kerne: *bl.* Bläschen am freien Ende der Wandzellen; *m.* intima externa; *e.* elastische (?) Fasern in derselben; *sc.* Spermatocyste; *ck.* Kern derselben; *spg.* Spermatogonien; *spc.* Spermatocyten; *spt.* Spermatiden.

Wenn man einen Schnitt durch solch eine Röhre (Textfig.) unter dem Mikroskop betrachtet, so erscheint ihre Wand von sehr hohen prismatischen Zellen zusammengesetzt, welche so weit sich nach innen erstrecken, daß

sie nur einen engen Spalt längs der Achse der Röhre freilassen (zuweilen findet man das Lumen gänzlich obliteriert). Das Plasma dieser Wandzellen ist ziemlich durchsichtig, nur stellenweise sieht man feine Granulationen. An Präparaten nach Flemming fixiert, bemerkt man in den Zellen Ansammlungen von Fettkügelchen (?), die durch die Osmiumsäure geschwärzt sind. Das freie Ende jeder Zelle färbt sich etwas stärker und scheidet außerdem in der Richtung zum Lumen ein helles Bläschen (*bl*) aus. Alle solche Bläschen zusammengenommen, bilden somit einen hellen Saum, der das Hodenepithel umrandet. Die Natur dieser Bläschen blieb mir unaufgeklärt, jedoch glaube ich in ihnen ein besonderes Secret zu erblicken, in welchem die Pakete mit reifen Samenfäden schwimmen, nachdem sie in das Lumen der Röhre gelangt sind. Die Kerne der Wandzellen sind ziemlich groß (*k*), länglich-oval, mit zahlreichen Chromatinkörnchen und einem oder zwei Nucleolen (Fig. 1 u. 2). Sie können sich sowohl im distalen, als auch im proximalen Abschnitt der Zelle, sowie in ihrer Mitte usw. befinden.

Die äußere Oberfläche des Hodens wird von einer starken Membran (Intima externa) begrenzt (*m*). Dieselbe wird in verschiedenen Richtungen von elastischen (?) Fäden durchkreuzt. Die Fäden sind von ungleicher Dicke und können am besten an Tangentialschnitten studiert werden. Hier und da liegen der Membran außen besondere längliche Kerne an (Fig. 5, unten).

Zwischen den Wandzellen liegen Spermatocysten (*sc*). Sie haben gewöhnlich eine ovale oder runde Gestalt und stellen eigentlich Hüllen dar, in denen die Samenzellen eingeschlossen sind. Ihre Größe ist sehr verschieden und hängt von ihrem Alter bzw. von dem der innen eingeschlossenen Samenzellen ab. In der Wand der Spermatocysten findet man die länglichen Kerne. Die Entstehung der Spermatocysten wird man sich wohl in der Weise vorstellen müssen, daß die eine sich vermehrende Spermatogoniengruppe umschließenden Wandzellen sich allmählich zu einer dünnen Umhüllung mit bleibenden Kernen umwandeln. Ihr Plasma dient hierbei möglicherweise zur Nahrung der Samenzellen.

Die Kerne der jungen Spermatocysten unterscheiden sich kaum von denen der Wandzellen. Mit der Zeit aber unterliegen sie einer Degeneration, indem sie sich eigenartig falten (Fig. 3). Man erhält den Eindruck, als verlören sie allmählich ihren Saft. Bei älteren Spermatocysten sind die Kerne lang und dünn.

In einem Falle konnte ich die Teilung des Kernes einer Wandzelle beobachten. Das Bild erinnerte lebhaft an das, was Meves (07) auf seiner Fig. 6, Taf. XXII, für die Follikelzellen der Honigbiene dargestellt hat.

Ich fand nämlich einen großen Haufen von Chromosomen, die im Begriff waren, sich in den Mutterstern zu gruppieren. Ihre Anzahl war im Vergleich mit der bei der Mitose der Spermatogonien (70—80) sehr groß, nämlich etwa 170. Ein ähnliches Zahlenverhältnis fand u. a. MEVES bei der Honigbiene (60 und 16) und GRANATA (09) bei *Xylocopa* (ebenso 60 und 16).

In je einer Spermatocyste liegen Samenzellen von annähernd gleichen Entwicklungsstadien. Sie müssen alle offenbar von einer gemeinsamen Ahnenzelle abstammen. In zwei benachbarten Spermatocysten dagegen können die Generationen der Samenzellen beliebigen Alters sein.

Der Hoden ist seiner ganzen Ausdehnung nach gleichförmig gebaut und man findet hier keinerlei Andeutung auf irgendeine Zonenbildung entsprechend den einzelnen Etappen der Spermatogenese, wie dies z. B. TARNANI (04) für *Thelyphonus* beschrieben hat. Eine gewisse Lokalisation kommt nur für die älteren Spermatogonien in Betracht, welche sich nämlich dicht an die äußere Membran ansetzen. Außerdem liegen die jungen Spermienpakete gewöhnlich nahe vom Lumen der Hodenröhre. Selbstverständlich wird dadurch das Studium der successiven Stadien der Spermatogenese, insbesondere ihr richtiges Seriieren sehr erschwert.

Spermatogonien. Wie gesagt, setzen sich die Spermatogonien dicht an die äußere Membran an. Ältere Spermatogonien zeichnen sich durch ihre bedeutendere Größe aus (Fig. 4 u. 5). Solche Spermatogonien werden vereinzelt angetroffen. Mit ihrer Vermehrung entstehen zunächst kleinere und dann größere Gruppen von Spermatogonien, in denen einzelne Zellen an Größe allmählich abnehmen. Wie viele spermatogoniale Teilungen in der Regel stattfinden, konnte nicht ermittelt werden. Ich glaube jedoch, daß ihre Anzahl keine konstante ist, was sich aus verschiedener Größe der die Spermatocyten bzw. Spermatiden enthaltenden Spermatocysten schließen läßt.

Ältere Spermatogonien sind reich an Plasma und haben einen großen runden oder ovalen Kern. Der Kern ist mit einer Membran versehen. Innen findet sich ein feines Achromatingerüst, auf dem zahlreiche recht kleine Chromatinkörnchen zerstreut liegen. Nahe von der Kernperipherie liegen zwei ziemlich große Nucleolen, deren Inneres zuweilen von wenigen Vacuolen durchsetzt ist. Im Plasma gewahrt man eine Mitochondrienmasse, welche eine polare Lage am Kerne in Form einer Art Kappe einnimmt.

Zunächst, was die Zahl der Nucleolen anbetrifft, so sind deren anfangs zwei vorhanden. Noch lange vor der Teilung fängt der eine von

ihnen an zu verschwinden. Er erscheint an Präparaten fast immer bedeutend kleiner, als der andre. In bezug auf ihr Verhalten gegen die Färbung wurden keine Unterschiede wahrgenommen, wie dies z. B. von Wassilieff (07) und Duesberg (10) bei *Blatta* beobachtet wurde. Bei der Degeneration zerfällt der kleinere Nucleolus angenscheinlich in mehrere Bröckchen, welche man an der Kernoberfläche findet. Nachher werden diese Bröckchen ins Protoplasma ausgeschieden. Der andre Nucleolus ist noch längere Zeit zu sehen, kurz vor der Teilung aber verschwindet auch er. In den ruhenden Spermatogonien der nächsten Generation findet man die beiden Nucleolen wieder.

Das Chromatin ist in einer ruhenden Spermatogonie zunächst in Form von zahlreichen kleinen Körnchen auf dem Liningerüst zerstreut (Fig. 5). Nach und nach verdichtet sich das Chromatin zu größeren Körnchen (Fig. 4 u. 7), wobei wahrscheinlich einzelne Körnchen miteinander verschmelzen. Sehr oft findet man Stadien, welche an solche mit »tetradenartigen Gebilden« Wassilieffs (07) lebhaft erinnern. In diesen Fällen sind die Chromatinkörnchen ziemlich groß (Fig. 9 u. 10) und haben zuweilen wirklich das Aussehen von kleinen Tetraden, gewöhnlich aber unregelmäßige Umrisse. Es darf nicht vergessen werden, daß Wassilieff die erwähnten »tetradenartigen Gebilde« bei den Spermatocyten I. Ordnung gefunden hat. Übrigens sind aber bei ihm die entsprechenden Spermatogonienstadien ähnlich dargestellt (vgl. Fig. 13 u. 18, Taf. XXVI).

Dieses Stadium stellt sozusagen die Vorbereitung zu der spermatogonialen Teilung dar, denn im weiteren verwandelt sich je ein »tetradenartiges Gebilde« in ein entsprechendes Chromosom (Fig. 11).

Die Mitochondrien sind schon bei älteren Spermatogonien vorhanden. Sie stellen sich hier als ziemlich reiche Ansammlungen von kleinen Körnchen heraus, welche an einem Ende der Zelle, nahe am Kern konzentriert sind, und denselben in der Art einer Kappe bedecken. Da diese Körnchen sich dem Kerne sehr nahe ansetzen, so könnte man vermuten, sie bildeten sich durch Austreten einer besonderen Substanz aus dem Kerne ins Plasma. Dies ist jedoch aus den Präparaten nicht zu ersehen, da die Kernstruktur auch im Bereiche der Mitochondrienansammlung die gleiche bleibt, also keinerlei Färbungsunterschiede aufweist, und außerdem die Kernmembran überall intakt bleibt. Übrigens ist immer ein, wenn auch sehr enger, Zwischenraum zwischen der Kernmembran und Mitochondrienanhäufung wahrzunehmen. Somit glaube ich, daß die Anschauung Goldschmidts (04), Wassilieffs (07) und Popoffs (07) von der Kernabstammung der Mitochondrien auch hierin, wie an manchen andern Objekten (vgl. Duesberg, 10), keine Stütze findet.

Bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin treten die Mitochondrien in den Spermatogonien, wo sie noch sehr fein sind, nicht so scharf hervor; was natürlich ihr Studium erschwert. Dagegen bei der BENDAschen und der BIONDIschen Färbemethode konnte man sich sehr deutlich davon überzeugen, daß die Mitochondrien vom Kern unabhängige Gebilde sind. Wollte man übrigens die Frage von der Entstehung der Mitochondrien lösen, so müßte man auf viel frühere Entwicklungsstadien der Tiere, wo nämlich die Spermatogonien noch im Begriff sind sich zu bilden, zurückgreifen, denn in fertigen Spermatogonien sind die Mitochondrien als solche schon da und werden augenscheinlich nicht weiter neu gebildet.

In einigen Spermatogonien wurden zwei Mitochondrienhaufen gefunden (Fig. 6). Diesen Umstand möchte ich durch die Vorbereitung der Zelle zur Teilung und vielleicht durch eine gewisse Beziehung der Mitochondrienhaufen zu den Centrosomen erklären. Ein Centriol war eigentlich in den ruhenden Spermatogonien nicht nachzuweisen; aber in einigen Fällen bekam man ein Bild zu Gesicht, wo sich im Centrum der Mitochondrienansammlung ein heller runder Raum befand (Fig. 4). Das Ganze erinnerte sehr lebhaft daran, was WAGNER (96) bei den Spinnen in den Spermatocyten I. Ordnung beschrieben und abgebildet hat: nämlich ein Centrosom in Form eines hellen runden Fleckes inmitten der Archoplasmaanhäufung, (welche doch offenbar identisch mit den Mitochondrien ist), liegend. Sollte nun in den Spermatogonien eine gewisse räumliche Beziehung zwischen den Centrosomen und den Mitochondrien bestehen — was höchst wahrscheinlich ist —, so würden dann zweien Centrosomen auch zwei Mitochondrienhaufen entsprechen (vgl. WAGNER, aber nur für die Spermatocyten I. Ordnung). In den Spermatogonien, welche sich schon zur Teilung anschicken, konnte auch das Centriol gefunden werden, oft auch sogar in zwei Teile geteilt (Fig. 7).

Neben den Mitochondrien bemerkt man zuweilen stäbchenförmige (Fig. 6 u. 98) oder unregelmäßige Gebilde, welche sich intensiv färben. Wahrscheinlich sind es Überreste der vorausgegangenen Teilung oder vielleicht auch ein »Zwischenkörperchen«.

Nachdem die Spermatogonien sich mehrmals geteilt haben, hat die Größe ihrer Kerne abgenommen; auch sind sie bedeutend plasmaärmer geworden (Fig. 21). Zu dieser Zeit liegen sie in einer Spermatocyste eingeschlossen. Der Plasmakörper je einer jungen Spermatogonie ist annähernd kegelförmig. Die Basen solcher Kegel liegen parallel der Oberfläche der Spermatocyste, die Spitzen dagegen sind alle gegeneinander orientiert und stoßen annähernd im Centrum der Spermatocyste zusam-

men — ein Bild, welches man sehr oft bei der Spermatogenese verschiedener Formen trifft. Die Mitochondrien sammeln sich hierbei am spitzen Ende der Spermatogonien. Befindet sich in einer Spermatocyste eine größere Anzahl von Spermatogonien, so ist diese radiäre Anordnung nicht mehr so deutlich ausgesprochen.

Zuweilen findet man Spermatogonien mit zwei Kernen. Einmal konnte ich bei solch einer doppelkernigen Spermatogonie die Beobachtung machen, daß sie nur einen, dafür aber größeren Mitochondrienhaufen besaß. Gilson scheint in der Regel zwei- bzw. vielkernige Spermatogonien (Métrocytes) bei *Buthus* und ebenso bei den Spinnen beobachtet zu haben.

Teilung der Spermatogonien. Vor der Teilung wird die Kernmembran aufgelöst. Die großen »tetradenartigen« Chromatinbrocken bilden nun einen unregelmäßigen Haufen, welcher sich zwischen den beiden Centriolen, die zu dieser Zeit schon die Pole der Teilungsfigur einnehmen, befindet (Fig. 11). Es unterliegt keinem Zweifel, daß je ein »tetradenartiges Gebilde« direkt in ein Chromosom übergeht (vgl. Fig. 10 u. 11).

Da die Anzahl der Chromosomen eine bedeutende ist, so läßt sie sich sehr schwer genau bestimmen. Daran ist außerdem die relative Kleinheit und die hantelförmige Gestalt einzelner Chromosomen (Fig. 25) schuld; denn wenn sich ein Chromosom senkrecht oder etwas schief gegen die Ebene der Äquatorialplatte stellt, so kann es leicht vorkommen, daß bei verschiedener Einstellung der Mikrometerschraube man die beiden Endverdickungen eines Chromosoms für zwei Chromosomen hält. Die Zählungen ergaben demgemäß verschiedene Resultate, indem man Zahlen zwischen 70 und 84 bekommen hat. L. Wallace, welche sich mit *Agelena*, einer Spinnenart mit großer Chromosomenanzahl beschäftigte, gibt ebenso zu, daß es schwer ist, die Chromosomen genau abzuzählen. Durch diesen Umstand wird es auch verständlich, warum sie für *Agelena* die Chromosomenanzahl zunächst auf 40 (05), nachher aber (09) auf etwa 52 (in den Spermatiden die reduzierte Zahl 24—27) schätzte. Dessenungeachtet muß angenommen werden, daß bei den Arachniden wirkliche Schwankungen in der Chromosomenzahl vorhanden sind. So fand Carnoy (84) für *Tegenaria atrica* Zahlen zwischen 18 und 24, für *Buthus occitanus* 22—28, Montgomery (05) für *Lycosa* in den Spermatocyten II. Ordnung 12—15.

Auf Fig. 12 sieht man eine Äquatorialplatte der spermatogonialen Teilung dargestellt. Auf der folgenden Fig. 13 beginnen schon die Chromo-

somen sich zu teilen. In Fig. 14 ist eine Gruppe von drei Spermatogonien in der frühen Anaphase wiedergegeben.

Hierbei sei bemerkt, daß man zuweilen auf der Grenze zwischen zwei bzw. drei Zellen besonders kurze Streifen sieht, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben (Fig. 14). Was diese Streifen darstellen, ist schwer zu sagen, vielleicht ist es ein besonderes Secret, welches zwischen die Zellen ausgeschieden wird oder ein Überrest des »Zwischenkörperchens« der früheren Teilung.

Während der Anaphase (Fig. 16, 17 u. 22) sieht man, wie die Chromosomen, welche eine länglich-hantelförmige Gestalt haben, den beiden Polen zustreben. Die Centriolen sind auf diesem, wie auf den vorhergehenden Stadien sehr deutlich sichtbar, bald als feine Punkte, bald als größere Kügelchen. Gelegentlich sieht man noch einen hellen Hof um sie herum (Fig. 17). Die Spindelfasern sind auch deutlich ausgesprochen.

Was das Verhalten der Mitochondrien anbelangt, so ist für sie die Lage charakteristisch, wo sie dicht den beiden Polen und den angrenzenden Spindelteilen anliegen. Auch hier stellen sie feine Körnchen dar (Fig. 16 u. 17). Bei den späteren Generationen von Spermatogonien nehmen die Mitochondrien die Gestalt von feinen kurzen Fäden an. Solche Fäden entstehen dadurch, daß mehrere Körnchen sich in einer Linie anordnen und miteinander verschmelzen (Chondriomiten) (Fig. 50). Bei der Teilung ordnen sich die Chondriomiten so, daß ihre Hauptrichtung der Spindelachse parallel läuft und sie eine Art Umhüllung, »Tonnenfigur«, um die Spindel bilden (Fig. 18). Einzelne Fädchen werden augenscheinlich nicht halbiert, sondern verteilen sich ungefähr gleichmäßig auf die beiden Tochterspermatogonien. Da solche Chondriomiten sehr fein sind, so lassen sie sich mit einer andern, als der Bendaschen Methode nur schwach darstellen, so daß es in solchen Fällen scheinen kann, als ob sie überhaupt fehlten. Die Bildung der Chondriomiten ist bei den Spermatogonien wahrscheinlich nur eine vorübergehende und schon im nächsten Ruhestadium lösen sie sich wieder in einzelne Körnchen auf.

In der späteren Anaphase rücken die Tochterchromosomen näher zu den Polen und zugleich auch näher zu einander (Fig. 22), so daß ihr Abzählen auf diesem Stadium fast unmöglich wird (Fig. 23, Tochterplatte). Ich habe die Beobachtung gemacht, daß die Gestalt der Chromosomen um so länglicher wird, je mehr sie sich den Polen nähern. Dies soll auch für die beiden Reifungsteilungen gelten.

Die Fasern der centralen Spindel treten jetzt sehr relief hervor. Sehr oft erscheint das ganze Bündel etwas aufgelockert. Vor der Durchteilung des Zellplasmas wird die centrale Spindel in der Mitte sanduhr-

förmig eingeschnürt und an der Stelle der Einschnürung, welche mit der Teilungsebene zusammenfällt, tritt ein intensiv sich färbendes ringförmiges »Zwischenkörperchen« auf. Das erste Anzeichen der Entstehung solch eines Ringes äußert sich darin, daß die Centralspindelfasern in der äquatorialen Zone dicker werden und sich stärker färben. Dieser verdickte Abschnitt ist zunächst ziemlich lang; nach und nach wird er mehr zusammengezogen, bis er sich schließlich gänzlich am Äquator konzentriert und zugleich stark färbt. Die Verdickungen sämtlicher Spindelfasern bilden zusammen einen scharf hervortretenden Ring (Fig. 20).

Nach Vollendung der Teilung rekonstruieren sich die Kerne. Der Spindelrestkörper bleibt noch einige Zeit erhalten (Fig. 19 u. 20); bald verschwindet er aber. Das ringförmige »Zwischenkörperchen« erhält sich viel länger und wurde nicht nur im nachfolgenden Ruhestadium, sondern sogar noch während der nächsten Teilung vorgefunden (Fig. 18, rechts oben). An manchen, entsprechend günstig gefärbten Schnitten konnte man »Zwischenkörperchen« fast bei allen Spermatogonien und Spermatocyten wahrnehmen. Ähnliches beschreibt Meves (07) bei der Honigbiene (S. 42).

Während der Teilungsprozesse merkt man keine Spur von den Nucleolen, und erst nach vollendeter Teilung werden sie von neuem rekonstruiert. Die Rekonstruktion der Nucleolen erfolgt wahrscheinlich auf die Weise, daß im Kern wenige kleine Körnchen auftreten, welche sich den Tinktionsmitteln gegenüber wie die Nucleolen verhalten und durch Zusammenfließen die beiden Nucleolen bilden. Gewisse Andeutungen auf solch einen Prozeß findet man, wie mir scheint, auf Fig. 20.

Wachstumsperiode. Die Spermatocyten I. Ordnung sind anfangs sehr wenig von den jüngeren Spermatogonien verschieden (Fig. 27 u. 28). Der Kern hat eine runde Gestalt und ist verhältnismäßig klein. Sein Chromatin ist in Form von zahlreichen feinen Körnchen über seine ganze Ausdehnung gleichmäßig und ziemlich dicht verteilt, wodurch auch die Färbung intensiver wird. Es sind zunächst ebenso zwei Nucleolen vorhanden und auch die Mitochondrien bilden hier eine ähnliche Anhäufung von kleinen Körnchen oder kurzen Fädchen an einem Pole der Zelle, wie bei den Spermatogonien (Fig. 28).

Die Spermatocyten machen komplizierte Veränderungen durch, ehe sie zur ersten Reifungsteilung schreiten.

Man betrachte zunächst die Prozesse am Kern, welche unter seiner ständigen Zunahme an Größe verlaufen. Die zahlreichen Chromatinkörnchen, welche gleichmäßig im Innern des Kernes verteilt waren, be-

ginnen zuallererst sich in einen langen feinen Faden (Spirem) zu gruppieren, dessen Schleifen dicht gedrängt durch den ganzen Kern, auf größere Strecken einander parallel gerichtet, verlaufen (leptotenes Stadium, Fig. 30 u. 31). Es scheint eine gewisse meridionale Richtung vorzuherrschen, indem hierbei der oberflächlich gelegene Nucleolus (der andre ist gewöhnlich zu dieser Zeit schon verschwunden) sozusagen den einen Pol, dem die genannten Meridiane zustreben, einnimmt (Fig. 31).

Es sei gleich hier an der Stelle erwähnt, daß das Centriol wahrscheinlich auf diesem Stadium in zwei Tochtercentriolen zerfällt, wenigstens wurde von mir hier mehrmals ihre deutliche Zweiteilung gefunden.

Nach und nach konzentriert sich das Chromatin zu größeren Körnchen und gleichzeitig damit wird die Zahl der Spiremschleifen kleiner, bzw. die Zwischenräume zwischen den letzteren breiter. Wenn man nun das ganze Gebilde vom Pol, an dem der Nucleolus liegt, betrachtet, so sieht man, daß der Chromatinfaden sich schleifenartig umbiegt, indem die Umbiegungsstellen teilweise dem Nucleolus zugewandt sind (Fig. 33 u. 34), aber sonst beliebig verschieden gerichtet sein können. Carnoy beschreibt bei *Buthus occitanus* ein ähnliches Stadium mit strahlenartig angeordneten Schleifen (Fig. 198 *a* u. *b*).

Die Chromatinkonzentrierung schreitet nun immer weiter fort und man erhält schließlich ein Spirem, das aus groben Verdickungen von unregelmäßiger Gestalt und mit dünnen Fortsätzen besetzt besteht (pachytenes Stadium, Fig. 35—37). Auf Fig. 32 ist ein Teil vom dicken Spirem mit seinen Fortsätzen bei einer starken Vergrößerung abgebildet.

Ich habe sorgfältig danach gesucht, ob nicht die Chromatinschleifen irgendwo einen Spalt aufweisen oder eine Tendenz zu einer Verschmelzung zeigen, aber vergebens. Ebenso schreibt Carnoy für *Buthus occitanus*: «Nous n'avons pas observé dans ce scorpionide la scission du boyau pelotonné en anses parallèles.» Überhaupt decken sich meine Beobachtungen mit dem, was Popoff (07) bei der Ovogenese von *Paludina* beschrieben hat, wo »eine Conjugation der Chromosomen im Synapsiskern nicht stattfindet«. »Ich deute mir den ganzen Vorgang«, schreibt er weiter, »welcher sich vom Leptotenstadium bis zu dem pachytenen Kern abspielt, als allmähliche Verkürzung eines einheitlichen Fadens, der dementsprechend auch dicker wird« (S. 89).

Mit den eben beschriebenen Stadien der Spermatogenese fällt bei sehr vielen Tier- und Pflanzenformen der Zustand der sogenannten Synapsis, d. h. der Konzentrierung des Chromatins an einem Pole des Kernes, zusammen. Bei *Euscorpius carpathicus* ist das nicht der Fall: eine Synapsis scheint hier vollkommen zu fehlen. Eine schwache An-

deutung auf eine Synapsis würde man vielleicht im leptotenen Stadium auf Fig. 31 erblicken können an dem dem Nucleolus entgegengesetzten Pole, wo die Spiremschleifen dichter aneinander gereiht sind. Die Erscheinung tritt hier jedoch derartig schwach hervor, daß von einer echten Synapsis kaum die Rede sein kann. Das Fehlen des Synapsisstadiums ist übrigens schon früher bei einigen Formen beschrieben worden, so bei *Triton* (Moore und Embleton, 06)[1]), bei der Ovogenese von *Planaria* (Schleip, 06) u. e. a. Manche Autoren (Meves 07, Haecker 09 u. a.) halten überhaupt die Synapsis für ein Kunstprodukt, verursacht durch irgendeine Wirkung der angewandten Konservierungsflüssigkeiten. Das Nichtauffinden der Synapsis bei *Euscorpius* würde indirekt diese Meinung stützen. Aber das fast regelrechte Vorkommen des Synapsisstadiums bei verschiedenartigsten Organismen zeugt eher dafür, daß man hier doch mit einer natürlichen, wenigstens in die Spermatogenese dieser letzten gehörigen Erscheinung zu tun hat.

Es wurde bereits gesagt, daß der eine von den beiden Nucleolen schon zu Anfang der Spirembildung verschwindet. Im letztbeschriebenen Stadium fängt auch der andre zu schwinden an, indem er in kleinere Bröckchen zerfällt, die dann ins Plasma herausbefördert werden. Übrigens sind die Momente des Verschwindens der beiden Nucleolen nicht an streng bestimmte Stadien gebunden. Einerseits können sie früher, als wie es hier geschildert worden ist, verschwinden oder, anderseits, viel länger erhalten bleiben. Für den letzten Fall verweise ich auf Fig. 38, wo ein vielkerniger Spermatocyt I. Ordnung im Stadium des dicken Spirems, aber mit noch zwei Nucleolen dargestellt ist. Auf derselben Zeichnung sieht man außerdem die merkwürdige Form, welche die beiden Nucleolen angenommen haben. Man erhält hier den Eindruck, als wäre die Nucleolensubstanz in Begriff zu zerfließen. Diese Erscheinung wurde nur selten beobachtet. Sie erinnert an Wassilieffs (Fig. 27, Taf. I) und Duesbergs (Fig. 20—24, Taf. III) Bilder vom Nucleolus der Spermatocyten I. Ordnung von *Blatta*.

Zur Zeit des pachytenen Stadiums ist die Kernmembran äußerst fein geworden, um sich im nächsten Stadium völlig aufzulösen.

Sehr wichtig sind die Vorgänge an den Mitochondrien. Wie gesagt bildeten sie in einem ruhenden Spermatocyt I. Ordnung eine kappenartige Anhäufung von kleinen Körnchen an einem Pole des Kernes. Mit dem Beginn der Spirembildung fangen die Mitochondrien an, sich allmählich über das ganze Plasma des Spermatocyten zu zerstreuen. Hand

[1]) Zitiert nach V. Häcker. 1909.

in Hand mit diesem Prozeß geht eine Veränderung in ihrem Aussehen vor sich. Einzelne Körnchen sind etwas größer geworden und vereinigen sich in kurze Fäden (Chondriomiten), was man schon übrigens bei den Spermatogonien beobachten konnte (Fig. 18 u. 28). Die Fäden bleiben nicht geradlinig, sondern können verschiedenartig gekrümmt sein. Bei einer gleichmäßigen Krümmung stoßen die freien Enden des Fadens zusammen und verschmelzen zu einem ringförmigen Gebilde (Fig. 50 u. 51). Anfangs ist dessen Zusammensetzung aus Körnchen noch gut sichtbar; bald verschmelzen aber die Körnchen zu einem glatten Ringe, wobei dieser letzte noch an Dicke etwas zunimmt (Fig. 52). Auf diese Weise erkläre ich mir die Entstehung von Mitochondrienringen, welche von nun an in den beiden Spermatocytengenerationen und in den Spermatiden als konstantes Gebilde gefunden werden.

Ähnliche Ringbildungen sind an verschiedenen Objekten beschrieben worden, so bei den haarförmigen Spermien von *Paludina* (Meves 00), bei *Locusta* (Otte, 07) u. a. In diesen Fällen blieb aber immer die Zusammensetzung der Ringe aus Körnchen deutlich erhalten.

Anfangs betrachtete ich die Ringe als dickwandige Bläschen, zumal ihr innerer Raum etwas dunkler erschien als das umgebende Zellplasma. Der Umstand aber, daß man bei verschieden hoher Einstellung der Mikrometerschraube immer einen Kreis mit deutlichem freiem Raume in der Mitte, niemals jedoch eine Kugeloberfläche zu sehen bekommt, überzeugt einen von der ringförmigen Gestalt der Mitochondrien. Außerdem haben sie bei der schiefen Stellung das Aussehen von Ellipsen und nicht von Kreisen (Fig. 52, unten).

Die Anzahl solcher Ringe in einem Spermatocyt ist nicht groß und beträgt ungefähr 20—24—28, vielleicht noch etwas mehr. Die am häufigsten beobachtete Zahl war 24. Die Ringe bleiben sowohl bei der ersten, wie bei der zweiten Reifungsteilung unverändert erhalten und gehen in die Spermatiden über, wo sie dann einer weiteren Umänderung unterliegen.

Reifungsperiode. Die Vorbereitung zu der ersten Reifungsteilung besteht darin, daß die Kernmembran schwindet und das dicke Spirem in annähernd 32—40 lange Chromosomen zerfällt. Obgleich ihre genaue Anzahl nicht bestimmt werden konnte, so ergibt sich hier doch im allgemeinen die um die Hälfte reduzierte Chromosomenzahl der Spermatogonien. Die Chromosomen sind zunächst lang und schleifenartig gebogen (Fig. 39). Bald aber zieht sich in ihnen das Chromatin allmählich stark zusammen (Fig. 40), so daß man jetzt kurze und dicke Stäbchen erhält. Die Chromosomen liegen zunächst ohne jegliche Ordnung zwischen

den beiden Polen der Zelle, in welchen die Centriolen mit ihren Strahlungen deutlich hervortreten (Fig. 41).

An dieses Stadium anschließend folgt das »Tetradenstadium«. Die einzelnen Chromosomen, welche zuletzt ganz kurz geworden sind, zeigen sowohl an ihren Enden, als auch an den Seiten schwache Einschnürungen (Fig. 48). Dann teilt sich jedes Chromosom in der Richtung seiner Längsachse in zwei Teile (Fig. 49). Man bekommt ein Chromosomenpaar, dessen beide Komponenten ihrerseits eine Zusammensetzung aus zwei Teilen erkennen lassen, was sich in ihrer hantelförmigen Gestalt ausprägt. Somit hat man es hier mit besonderen Diaden zu tun. V-förmige Figuren, welche hierbei zuweilen beobachtet werden, müssen in dem Sinne gedeutet werden, daß die Halbierung des ursprünglichen Chromosoms nicht im Verlauf der ganzen Längsachse gleichzeitig vor sich ging, sondern an einem Ende etwas verspätet eintritt. Die Zählungen ergaben auch für die Diaden verschiedene Anzahlen, nämlich 28—40, im Mittel ungefähr 32.

Wenn man die Fig. 42 betrachtet, so sieht man, daß die Diaden ohne besondere Anordnung zwischen den beiden Centriolen liegen. In weiteren ordnen sie sich in eine Platte und zwar so, daß ihre Längsachsen parallel der Äquatorialebene der Teilungsfigur gerichtet sind (Fig. 44). Die Anordnung zu Paaren tritt jetzt schon nicht so deutlich hervor (Fig. 45). Bald verschwindet sie gänzlich und es resultiert das Stadium der I. Äquatorialplatte (Fig. 46). Auch für dieses letzte bekam man verschiedene Chromosomenanzahlen, nämlich 50—56—61.

Mit den eben geschilderten Prozessen ist nun die erste Reifungsteilung eingeleitet. Was die übrigen Elemente des Spermatocyts anbetrifft, so blieben sie während dieser Zeit wenig verändert. Von den Centriolen ist schon die Rede gewesen. Die Mitochondrien sind, ebenso wie früher, in Form von Ringen in der ganzen Zelle zerstreut und jetzt zwar so, daß sie sich ungefähr in gleicher Anzahl auf die beiden Hälften der Zelle verteilen.

Die erste Reifungsteilung besteht darin, daß einzelne hantelförmige Chromosomen, welche ursprünglich zu Paaren angeordnet waren, jetzt ungeteilt in die beiden Tochterzellen, d. h. Spermatocyten II. Ordnung übertreten, wobei offenbar die Komponenten jedes Paares je einem Spermatocyt II. Ordnung zuerteilt werden. Auf Fig. 107, welche sich auf *Buthus eupeus* bezieht, ist ein Teil der I. Anaphase dargestellt. Man sieht deutlich, wie die hantelförmigen Chromosomen den beiden Polen, an denen die Centriolen scharf hervortreten, zustreben.

Aus dem Gesagten ist zu ersehen, daß die erste Reifungsteilung eine Äquationsteilung ist. Die Diaden entstehen hier nämlich durch eine Längsspaltung und die beiden Hälften werden gleichmäßig auf die beiden Spermatocyten II. Ordnung verteilt.

Carnoy, welcher die Teilung (der Spermatocyten I. Ordnung ?) bei *Buthus occitanus* beschrieben hat, hat eigentlich die Art und Weise der Teilung nicht genau beobachten können. Er meint jedoch, daß dort auch eine Längsteilung vorliegen müsse: «On peut s'en convaincre par l'étude des phases subséquantes à la dislocation des couronnes.» In seiner Abbildung der Äquatorialplatte (Fig. 199) nämlich, sind die Chromosomen bogenartig gekrümmt, und auf Fig. 200, wo zwei Tochterplatten dargestellt sind, ist die gekrümmte Form der Chromosomen erhalten geblieben.

Alle diese Beobachtungen decken sich nicht mit dem, was von Montgomery bei *Lycosa* und von L. Wallace bei *Agelena* gefunden wurde. Beide Autoren beschrieben nämlich bei den genannten Spinnenarten die erste Reifungsteilung als eine Reduktions-, die zweite dagegen als eine Äquationsteilung.

Die einzelnen Chromosomen unterscheiden sich voneinander durch ihre verschiedene Größe. Am besten kann man sich davon an der Fig. 48 überzeugen, wo einzelne Chromosomen vor der Diadenbildung bei einer sehr starken Vergrößerung dargestellt sind. Ob unter ihnen sich auch Heterochromosomen befinden, wie bei manchen Spinnenarten, z. B. *Lycosa* (Montgomery, 05), *Agelena* (Wallace, 04—09), bleibt selbstverständlich zurzeit dahingestellt.

Es ist wichtig hervorzuheben, daß die Mitochondrienringe, nicht etwa wie bei *Paludina* (Meves 00) während der Teilung sich in die Länge strecken und teilen, sondern sie werden, vollkommen unverändert, einfach auf die beiden entstehenden Spermatocyten II. Ordnung in annähernd gleicher Anzahl verteilt. Da es außerdem nie beobachtet wurde, daß die Mitochondrienringe von ihrer Bildung an sich vermehrten, so resultiert, daß ihre Anzahl in den Spermatocyten II. Ordnung gegenüber der in den Spermatocyten I. Ordnung auf die Hälfte vermindert sein muß. Das ist auch in der Tat beobachtet worden.

Nachdem die Chromosomen die beiden Pole erreicht haben, haben sie sich auch gleichzeitig so sehr einander genähert, daß sie nunmehr zusammenfließen. Es entstehen zunächst kompakte Kerne von unregelmäßiger Gestalt, ungefähr in der Art eines flachen und von einem Pole etwas eingedrückten Rotationsellipsoids. Sie färben sich intensiv schwarz mit Eisenhämatoxylin (Fig. 54). Die Spindelfasern bleiben, wie gewöhn-

lich, noch einige Zeit nach der Teilung erhalten. Auch hier bildet sich ein »Zwischenkörperchen« aus (Fig. 54).

Ruhestadium. Bei *Euscorpius carpathicus* schiebt sich, ebenso wie bei manchen andern Tieren, z. B. bei *Blatta* (Wassilieff), bei *Periplaneta americana* (Moore und Robinson 05),[1]) bei der Ratte (Ebner 09)[1]) u. a., zwischen den beiden Reifungsteilungen noch ein Ruhestadium ein.

Der Kern rundet sich ab und umgibt sich mit einer dünnen Membran. Das Chromatin ist in Form von zahlreichen Körnchen gleichmäßig über ein den ganzen Kern einnehmendes Lininnetz verteilt (Fig. 55). Daß der Kern schließlich homogen wird, wie es nach Darstellung Wassilieffs bei *Blatta* der Fall ist, konnte hier nicht beobachtet werden. Vielmehr umgekehrt, der Kern weist eine homogene Beschaffenheit bei der Schlußphase der ersten Teilung auf (Fig. 54). Übrigens sind diese Bilder nicht gänzlich von dem Ausziehungsgrade der entsprechenden Farben unabhängig. Im Ruhestadium findet man gewöhnlich keine Nucleolen. Doch konnte man in einigen Fällen eine schwache Andeutung auf dieselben finden. Wassilieff scheint bei *Blatta* die Nucleolen auch in der Regel vermißt zu haben. Jedoch sieht man auf seiner Fig. 47, Taf. II, ein Gebilde, das an einen Nucleolus erinnert. Darüber schreibt er: »Manchmal unterscheidet man ein kleines, sich stärker färbendes Körnchen ähnlich einem Nucleolus im Kern.« Die Abwesenheit der Nucleolen bei *Euscorpius* ist meiner Ansicht nach dadurch zu erklären, daß das Ruhestadium nur sehr kurz andauert, und die Nucleolen infolgedessen einfach keine Zeit haben, sich zu rekonstruieren.

Das Centriol, in Form von einem dunklen Punkt, ist mittels Eisenhämatoxylin leicht nachzuweisen.

Es ist zu beachten, daß die Mitochondrienringe sich gewöhnlich an einem Pole des ruhenden Spermatocyts versammeln, wo sie sich in der Regel in ein Plättchen anordnen. So ein Plättchen besteht meistenteils aus 12, seltener 15—18, ja 20 Ringen. Es ist auf einer gewissen Entfernung von der Kernoberfläche gelegen und parallel derselben gebogen, so daß es eigentlich eine kleine Haube um den einen Kernpol darstellt (Fig. 56 u. 57). Was für eine Bedeutung dieser Anordnung der Mitochondrien in ein Plättchen in diesem Stadium zukommt, ist schwer zu sagen, zumal diese Gruppierung bei der bald nachfolgenden zweiten Reifungs-

[1]) Zitiert nach V. Häcker. 1909.

teilung aufgehoben wird, indem sich die Mitochondrienringe wieder gleichmäßig über den ganzen Spermatocyt verteilen (Fig. 58).

Die Spindel, welche unmittelbar nach der ersten Reifungsteilung noch zu sehen war, verschwindet sehr bald und ist im Ruhestadium nicht mehr nachzuweisen. WAGNER schreibt, daß bei den Spinnen die erste Spindel sich ebenfalls nicht lange erhält.

Zum Schluß des Ruhestadiums werden die Chromatinkörnchen im Kern größer. Schließlich wird die Kernmembran aufgelöst (Fig. 59), und einzelne Chromatinbrocken — jetzt Chromosomen — liegen nun frei zwischen den Centriolen, die zu dieser Zeit die beiden Pole der Zelle einnehmen. Der ganze Vorgang verläuft ähnlich, wie bei den Spermatogonien, nur wurde er hier nicht so genau, wie dort, verfolgt.

Vor der zweiten Reifungsteilung ordnen sich die Chromosomen in eine Äquatorialplatte. Auf Fig. 60 sieht man eine solche Platte, welche aus 36 Chromosomen zusammengesetzt ist. Im übrigen schwanken die Zahlen zwischen 28 und 40. Die Chromosomen stellen sich mit ihren Längsachsen perpendiculär zur Äquatorialebene der Spindelfigur und bekommen eine starke Einschnürung in ihrer Mitte, ähnlich einer solchen bei der ersten Teilung, so daß sie hantelförmig werden. Von jedem Chromosom geht eine ziemlich solide Spindelfaser bis zum Pole der Spindel, wo sich ein deutliches Centriol befindet. Die Spindelform ist verschieden, je nachdem die Zellen miteinander im Zusammenhange bleiben oder frei in der Spermatocyste liegen. Im letzteren Fall, wo die Gestalt des Spermatocyts sich mehr oder weniger abrundet, bilden auch alle Spindelfasern zusammen nahezu eine Kugeloberfläche (Fig. 64).

Zweite Reifungsteilung. Bei der Teilung werden nun die hantelförmigen Chromosomen quer halbiert und ihre eine Hälfte begibt sich zu der einen, die andre zu der andern Tochterplatte (Fig. 61, 62 u. 63). Der ganze Teilungsmodus ist somit eine Reduktion, — welcher Fall in der Regel den meisten bis jetzt uns bekannt gewordenen Evertebraten zukommt. Von den gerade entgegengesetzten Beobachtungen MONTGOMERYS und WALLACES bei den Spinnen ist schon früher die Rede gewesen.

Während der Anaphase rücken die Chromosomen immer näher zueinander und demnach werden die Tochterplatten immer mehr eingeengt (Fig. 64) und färben sich immer intensiver. Noch ehe das Plasma durchteilt wird, schnürt sich die centrale Spindel sanduhrförmig ein (Fig. 65). In der zukünftigen Teilungsebene bilden sich an den Spindelfasern kleine Verdickungen, — das ist das bekannte »Zwischenkörperchen«. Es muß

nur bemerkt werden, daß dieses »Zwischenkörperchen« nicht immer zu beobachten war.

In der Telophase (Fig. 66) rekonstruiert sich der Kern, indem er eine ovale Form annimmt und granuliert erscheint. Das Plasma durchschnürt sich und die Mitochondrienringe verteilen sich währenddessen in nahezu gleicher Anzahl auf die beiden Spermatiden (Fig. 67). Also auch hier, ebenso wie bei der ersten Reifungsteilung findet keine Teilung der einzelnen Mitochondrienringe statt. Die Folge davon ist, daß die Zahl der Mitochondrienringe in den Spermatiden gegenüber der in den Spermatocyten II. Ordnung um das Doppelte und gegenüber der der I. Ordnung um das Vierfache vermindert ist. Die Größe der Ringe bleibt immer unverändert.

An dieser Stelle seien ein paar Worte über die Reduktion der Mitochondrienzahl und -masse während der Reifungsteilungen gesagt.

Giglo-Tos und Granata (08) sprechen in ihrer Arbeit über die Mitochondrien in den Samenzellen von *Pamphagus* von einer aktiven Teilung der Mitochondrien und nennen sie gradezu Chondriodierese. Neben diesem extremen Fall sind mehrere Beispiele bekannt, wo die Mitochondrien sich zusammen mit den Spermatocyten, also gewissermaßen passiv teilen. Um einige von ihnen herauszugreifen, nenne ich den von Benda (03) beschriebenen Fall bei *Blaps*, wo die langen Chondriomiten, die um die Spindel eine »Tonnenfigur« bilden, sich teilen, oder den bei *Paludina* (Meves 00), wo die Mitochondrienringe sich in die Länge ausziehen und teilen. Ihnen steht eine noch viel größere Anzahl von Beobachtungen gegenüber, wo die Verteilung der Mitochondrien rein passiv erfolgt. So schreibt Wassilieff, daß bei *Blatta* »anscheinend die Fäden ungeteilt überwandern und sich nicht quer teilen, wie Benda meint« (S. 28). Bei *Locusta* teilen sich nach Otte (07) die Mitochondrienringe auch nicht, usw.

Duesberg hat 1908 den Versuch gemacht, die Massen- und Zahlenverhältnisse der Mitochondrien während der beiden Reifungsteilungen näher zu bestimmen. Obgleich er zu diesem Zweck ein wenig passendes Objekt (Ratte), an welchem die genauen Abzählungen der zahlreichen Mitochondrien, was er auch selbst betont, unmöglich sind, gewählt hat, kam er doch auf Grund theoretischer Erwägungen auf richtige Folgerungen. Ich erlaube mir einige Stellen seiner Arbeit zu zitieren. S. 293 schreibt er, daß seine Beobachtungen (auf Augenmaß?) festgestellt haben, daß »durch beide Reifungsteilungen eine gleiche (oder ungefähr gleiche) Zahl

von Mitochondrien unter die Tochterzellen verteilt wird«. Und gleich weiter: »Nehmen wir also an, daß die Mitochondrialsubstanz vom Ende der Wachstumsperiode ab nicht mehr zunimmt, so wird es selbstverständlich, daß nach zwei rasch aufeinanderfolgenden Teilungen die Zahl der Mitochondrien in den letzten Produkten dieser Teilungen geringer ist und zwar auf ein Viertel der Zahl der Mitochondrien der Mutterzellen herabgefallen ist.«

Die Erscheinungen während der Spermatogenese von *Euscorpius carpathicus* sind wie dazu geschaffen, um diese Annahmen von Duesberg mit nahezu mathematischer Genauigkeit zu beweisen. In der Tat ist die geringe Anzahl der Mitochondrienringe ein für diesen Zweck sehr günstiger Umstand. Man kennt schon, daß in den Spermatocyten I. Ordnung rund 24 Mitochondrienringe vorhanden sind. Während der ersten Reifungsteilung bekommen nun die Spermatocyten II. Ordnung je zwölf Ringe, und bei der zweiten Teilung gehen auf die beiden Spermatiden je sechs Ringe über. Da die genannten Zahlenverhältnisse in der Mehrzahl der Fälle vorgefunden wurden und in den übrigen Fällen die Schwankungen (und zwar nach beiden Richtungen) auf mögliche Variationen oder zufällige ungleichmäßige Verteilung zurückgeführt werden müssen, so sprechen die Resultate für sich selbst, geben also einen glänzenden Beweis des letzten Satzes Duesbergs, daß nämlich in den Spermatiden die Mitochondrienzahl im Vergleich mit der der Spermatocyten I. Ordnung auf ein Viertel herabgefallen ist. Da außerdem an den Mitochondrienringen seit ihrem Auftreten in den wachsenden Spermatocyten I. Ordnung keinerlei Veränderungen weder in ihrer Form, noch in ihrer Größe wahrgenommen wurden, so ist dadurch auch für die andre Annahme Duesbergs, daß die Mitochondrialsubstanz vom Ende der Wachstumsperiode ab nicht mehr zunimmt, ein Beweis erbracht.

Kehren wir nun zur zweiten Reifungsteilung zurück. Die Spindel, welche von der Teilung zurückgeblieben ist, bleibt noch längere Zeit bestehen. Sie hat ein verschiedenartiges Aussehen. In vielen Fällen sind die Fäden zu einem Bündel zusammengefügt, dessen freie Enden sich zuspitzen; hierbei kann die ganze Spindel schwach S-förmig gebogen sein. Solche Spindeln bestehen wahrscheinlich aus straffen elastischen Fasern, denn in einigen Fällen beobachtete ich junge Spermatiden, bei denen die Spindel, obwohl auch teilweise abgebrochen, frei aus der Zelle hervorragte und noch Spuren des »Zwischenkörperchens« aufwies (Fig. 71). In andern Fällen besteht das Bündel aus wenigen Fasern, die ungleich stark verdickt sind, sich stark mit Säurefuchsin (Fig. 67) und a. m. färben

und nahezu einander parallel verlaufen. Auch an ihnen sind Verdickungen, welche dem »Zwischenkörperchen« entsprechen, nachzuweisen. Ihre ursprüngliche Lage, bei der sie die beiden Kerne in gerader Richtung verbanden, haben sie verändert und liegen gewöhnlich schief oder abseits von den Kernen. Fig. 66 zeigt, daß die centrale Spindel sich aus zwei Teilen, die aber nicht immer zu beobachten sind, besteht. Zunächst sieht man dicht um die Längsachse wenige dickere Fasern, die nahezu parallel verlaufen und sich etwas stärker färben. Sie würden den zweiten von den eben besprochenen Fällen entsprechen. Sodann sieht man um dieses Bündel herum andre Fasern, die einen gekrümmten Verlauf nehmen und gelegentlich sanduhrförmig eingeschnürt werden. Man sieht sie z. B. auf Fig. 65. An manchen Schnitten, wo die Spindel quer getroffen ist, erscheinen die Fasern in Form von stark gefärbten Punkten (Fig. 68).

In seltenen Fällen konnte ich eine Erscheinung beobachten, welche WAGNER (96) bei *Agelena* beschrieben hat, nämlich die Ausbildung zwischen den beiden Spermatiden eines sogenannten »Verbindungskörpers« (Fig. 69). Derselbe hat ungefähr die Gestalt eines Ellipsoids und liegt zwischen den beiden Spermatiden, indem er in sich das oben erwähnte »Zwischenkörperchen« einschließt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß man in einer aus drei Teilen bestehenden Spindel, nämlich einem kurzen mittleren und zwei langen, ihm zu beiden Seiten anliegenden, wie es einmal gefunden wurde, eine Vorbereitung zur Bildung eines solchen »Verbindungskörpers« erblicken muß.

Spermatiden und Spermiohistogenese. Die jungen Spermatiden haben zunächst das Aussehen, wie sie auf Fig. 72 und 73 dargestellt sind. Auf diesem Stadium füllen sie entweder die ganze Spermatocyste dicht aus, wobei sie aneinanderstoßen und daher noch eckige Umrisse haben, oder sie liegen schon frei im Lumen der Spermatocyste. Im ersten Falle treten die Grenzen einzelner Spermatiden sehr scharf hervor.

Die Spermatide ist anfangs noch reich an Plasma. Der Kern ist oval oder nahezu rund und aus unregelmäßigen Chromatinkörnchen zusammengesetzt, die man deutlich auf Eisenhämatoxylinpräparaten sieht (Fig. 72). Man sieht noch den Spindelrestkörper, aber bald verschwindet er und ist auf den nächsten Stadien nicht mehr zu beobachten. Das Centriol ist ebenfalls nachzuweisen (Fig. 73).

Die Mitochondrien in Form von gewöhnlich sechs Ringen, oder auf diesem Stadium eher Bläschen, sind vorläufig im Plasma zerstreut, zeigen aber schon eine Tendenz zur Ansammlung an einem Pole des Kernes. Bald konzentrieren sie sich dort und es entsteht dadurch ein etwas ge-

bogenes Plättchen, dessen Konvexität derjenigen der Kernoberfläche parallel ist. Es ist ein deutlicher Zwischenraum zwischen dem Plättchen und dem Kern vorhanden (Fig. 73—76). Das Plättchen erinnert lebhaft an das homologe Gebilde beim Ruhestadium zwischen den beiden Reifungsteilungen, unterscheidet sich aber von ihm selbstverständlich durch die um die Hälfte verminderte Anzahl einzelner an seinem Aufbau teilnehmenden Bläschen. Gewöhnlich sind es sechs, auch fünf oder sieben, seltener acht und nur in Ausnahmefällen zehn Bläschen. Solche Unterschiede in den Zahlen müssen, wie schon oben gesagt, am ehesten durch zufällige ungleichmäßige Verteilung bei der Teilung (vgl. Fig. 62) erklärt werden.

Es ist zu erwähnen, daß die Erscheinungen an Mitochondrien schon von Metschnikoff (68) bei *Euscorpius tauricus* (?) in großen Zügen und zwar richtig beobachtet worden sind. Auf seiner Fig. 8, welche zweifelsohne das Ruhestadium zwischen den beiden Reifungsteilungen darstellt, kann man bis zwölf Kügelchen aufzählen, die natürlich nichts andres als Mitochondrien sind. Auf Fig. 12 und 13 sind bei ihm Spermatiden abgebildet und an der entsprechenden Stelle im Text findet man eine Erklärung, daß nämlich für diese samenbildenden Zellen eine besondere Gruppierung der Körnchen, die in ihrem Protoplasma liegen, charakteristisch ist, wobei jene sich über dem Kern ansammeln. Aus den Zeichnungen ersieht man, daß die Körnchen sich in ein regelmäßiges Plättchen gruppieren, also gerade so, wie es bei *Euscorpius carpathicus* der Fall ist. Auch bei den Spinnen findet nach Wagner eine Ansammlung von Archoplasma (Mitochondrien) am Kern jeder Spermatide und dabei eine Gruppierung der Körnchen in regelmäßige Reihen statt. Nachher zerstreuen sich die Körnchen im Cytoplasma.

Die weitere Umwandlung der Spermatide besteht darin, daß der Kern kompakter wird, an Größe etwas abnimmt und sich intensiver färbt. Die Mitochondrien, welche jetzt eine bläschenähnliche Gestalt haben, quellen etwas an, indem ihre Ansammlung jetzt ein traubenartiges Gepräge gewinnt (Fig. 75 u. 89). Die ganze Zelle ist zu dieser Zeit bedeutend plasmaärmer geworden.

Nachher zerfallen die Mitochondrienbläschen in zahlreiche kleine Körnchen, die sich im Protoplasma zerstreuen, und wahrscheinlich sind es sie, welche auf gewissen Stadien (Fig. 79) eine außerordentlich intensive Färbung des Protoplasmas beeinflussen. Der Moment des Zerfalles der Mitochondrienbläschen scheint nicht an ein streng bestimmtes Stadium gebunden zu sein, sondern kann auch viel später, als wie es hier geschildert ist, vor sich gehen. So sieht man z. B. auf Fig. 89, wo der Kern schon

im Begriff steht, sich in das Sperminmköpfchen umzuwandeln, die angequollenen Mitochondrienbläschen noch unverändert in ihrer charakteristischen Lage in einer Ebene.

Es ist mir leider nicht gelungen, das endgültige Schicksal des Centrosomas zu verfolgen. Ich glaube aber, daß auch bei *Euscorpius* die Vorgänge an ihm nach dem gewöhnlichen Schema verlaufen, daß nämlich die Sphäre (Idiozom) und das Centriol auseinandergehen, wobei erstere das Spitzenstück gibt, letzteres sich teilt und in eine nähere Beziehung zur Ausbildung des Achsenfadens stellt. Fig. 75 scheint dies gewissermaßen zu bestätigen. Oben über dem Kern sieht man ein kleines Bläschen, welches offenbar die Sphäre ist; die beiden Punkte unten stellen das Centriol, welches sich geteilt hat, dar. Was nun die weiteren Stadien anbelangt, so konnte in ihnen die Sphäre noch ziemlich weit verfolgt werden, was aus Fig. 81—88 folgt. Auf Präparaten, welche nach Biondi gefärbt sind, hat die Sphäre immer das Aussehen eines kleinen roten Bläschens; auf Eisenhämatoxylinpräparaten ist sie schwarz. Ihr weiteres Schicksal besteht höchst wahrscheinlich darin, daß sie sich zum Spitzenstück des Spermiums umwandelt. Dies Spitzenstück ist sehr unscheinbar und ist am ausgebildeten Spermium sehr schwer nachzuweisen. Aber an Stadien vor der endgültigen Verwandlung nimmt man am Ende des noch breiten cylindrischen Köpfchens (Fig. 97) ein kleines Gebilde wahr, welches offenbar dem Idiozom entsprechen muß. Was aus beiden Centriolen wird, konnte nicht beobachtet werden, weil im Plasma zu viele Granulationen enthalten sind, welche die Deutlichkeit des Bildes beeinträchtigen und daher genaue Untersuchungen sehr erschweren.

Interessant sind die Vorgänge am Kern. Nachdem er eine kompakte Beschaffenheit erlangt hat, treten in seinem Innern kleine helle Vacuolen auf. Ihre Zahl vermehrt sich (Fig. 79, 82—84). Dann fließen sie in größere Vacuolen zusammen, bis sich eine einzige große Vacuole gebildet hat (Fig. 86—87). Die Chromatinsubstanz, welche durch die Vacuolenausbildung zunächst stark zerklüftet erscheint, konzentriert sich schließlich an einem Pole der Vacuole (Fig. 88). Im ganzen erinnert der Vorgang an den Prozeß, den Spitschakoff (09) bei der Histogenese des *Leander*-Sperminms beschrieben hat, nämlich auch eine Vacuolisierung des Kernes und eine Konzentration der Kernsubstanz an einem Pole der großen endgültigen Vacuole.

Das Zusammenziehen der Chromatinsubstanz geht so weit vor, daß der Kern schließlich eine, im Verhältnis zu seinem früheren Umfang nur sehr unscheinbare Größe annimmt (Fig. 89—91). Mit der allmählichen Streckung ist der Prozeß seiner Umbildung in das Spermiumköpf-

chen eingeleitet. Zu dieser Zeit pflegt er eine Lage an der Peripherie der Spermatide einzunehmen (Fig. 89 u. 91). Die feinen Mitochondrienkörnchen sammeln sich auch an der Peripherie (Fig. 91 u. 92) an und sind in einem Bezirk hinter dem Kern konzentriert. Die Entstehung des Achsenfadens ist nun ebenso an der Peripherie des Spermatidenplasmas lokalisiert. Dort formt er sich zu einer regelmäßigen Spirale mit mehreren Windungen (Fig. 93 u. 94). Die Mitochondrienkörnchen umgeben nun, wie gewöhnlich, den Achsenfaden, was man auf Fig. 94 und ebenso Fig. 114, welche ein etwas späteres Stadium von *Buthus eupeus* darstellt, sehen kann. Übrigens konnten die letztbeschriebenen Prozesse wegen der Feinheit des Objektes nicht ins Detail verfolgt werden.

Der letzte Schritt bis zur Ausbildung des reifen Spermiums besteht darin, daß das angelegte Köpfchen sich immer mehr in die Länge streckt (Fig. 93 u. 97). Zunächst hat es die Gestalt eines kurzen dicken Stäbchens mit stumpfem basalem Ende, von dem der Schwanzfaden entspringt, und einem mit feinem Spitzenstück versehenen freien Ende (Fig. 97). Indem sich das Köpfchen noch mehr in die Länge streckt, wird es immer dünner, bis es am ausgebildeten Spermium kaum merklich dicker, wie der anliegende Schwanzfaden erscheint (Fig. 116).

Oft kann man beobachten, daß schon das unausgebildete Köpfchen diejenige spiralige Krümmung, welche für das erwachsene Spermium charakteristisch ist, besitzt (Fig. 96). Solch eine Krümmung wurde auch bei den Spermien der Spinnen (Wagner, Koltzoff 09), *Thelyphonus* (Tarnani), *Opilio* (Koltzoff) u. a. beschrieben. Nach Koltzoff rührt diese Krümmung des Spermiumköpfchens von der Anwesenheit von Skeletfasern, die einen spiraligen Verlauf nehmen, her. Ich habe an Schnittpräparaten an den Rändern der Köpfchenspirale Verdickungen gefunden, die sich intensiver färbten (Fig. 96) und den erwähnten Skeletfasern Koltzoffs entsprechen.

Metschnikoff schildert bei *Euscorpius tauricus* die letzte Umbildung der Spermatide in das Spermium folgendermaßen. Die Mitochondrienkügelchen ordnen sich hinter dem Kern in einen Kreis und gewinnen bald eine stäbchenförmige Gestalt. Auf diese Weise entsteht ein cylindrischer Gürtel, der immer breiter wird und schließlich mit dem Spermiumköpfchen in ein einheitliches Gebilde zusammenfließt. Noch vor der Umbildung der Mitochondrienkügelchen entsteht am hinteren Ende der Spermatide ein dünner Fortsatz; er wächst immer mehr in die Länge und bildet den Schwanz des Spermiums. Man findet keinerlei Angaben, daß der Schwanz auf irgendwelchen Stadien eingerollt erscheint. Diese Be-

schreibung weicht, wie man sieht, bedeutend von dem, was wir bei *Euscorpius carpathicus* beobachten konnten, ab.

Was die Lage der Spermien in der Spermatocyste anbetrifft, so liegen sie zunächst, wo das Köpfchen noch kurz ist, ohne jegliche Ordnung, aber gleichmäßig, über die ganze Spermatocyste zerstreut. Ihre Schwänze sind noch in eine Spirale gewunden (Fig. 95). Mit der Zeit, wenn die Köpfchen sich gestreckt haben, gruppieren sie sich derartig, daß alle Köpfchen parallel nebeneinander liegen. Die dem Köpfchen anliegenden Teile der Schwänze verlaufen in derselben Richtung und nur die Enden der Schwänze bleiben noch spiralartig gewunden. Die Spermatocysten, welche solche Stadien enthalten, haben eine längliche Form entsprechend der Form des Spermiumbündels und rücken allmählich gegen das Lumen des Hodens, woselbst sie auch häufig angetroffen werden. Pakete mit vollkommen ausgebildeten Spermien trifft man in der Regel im Vas deferens, jedoch in nicht besonders großer Anzahl, hauptsächlich aber in der Samenblase.

Auf Fig. 115 ist eine Spermatocyste mit reifen Spermien aus dem Vas deferens von *Euscorpius carpathicus*, nach dem Leben gezeichnet, dargestellt. Für *Buthus occitanus* gibt Gilson eine ähnliche Abbildung der Spermatocyste. Von der Hülle selbst schreibt er: »Ces faisceaux demeurent toujours contenus dans la membrane de la colonie spermatique, qui leur a donné naissance; loin de se resorber cette membrane s'épaissit pendant que les spermatozoides s'élaborent.« In bezug auf das letztere fehlen mir die entsprechenden Beobachtungen.

Buthus eupeus besitzt ebensolche Spermiumpakete; sie sind nur kürzer und breiter. Auf etwas zerdrückten Paketen sieht man, daß die Schwänze noch spiralig eingerollt sein können.

Bewegungserscheinungen. Im Receptaculum seminis des ♀ findet man die Samenfäden frei. An solchen Fäden ist es bequem, Beobachtungen über ihre Bewegungen anzustellen. Die Spermien der beobachteten Scorpionenarten sind ebenso wie die der Spinnen wenig beweglich (nach Wagner sollen nur bei *Pardosa* die Spermien eine lebhafte Bewegung besitzen). Ihre Hauptbewegung besteht in einer ruhigen Rotation um ihre Achse. Da das Köpfchen gewöhnlich eine schwache schraubenartige Krümmung besitzt (Fig. 116), so muß sich das Spermium bei der Befruchtung im wahren Sinne des Wortes in die Eizelle einbohren.

Außer der Rotation konnte ich eine folgende interessante Erscheinung beobachten. Das Köpfchen biegt sich vollständig zurück und windet sich, ähnlich einer Schlingpflanze um den Schwanz (Fig. 117).

In solch einer Lage setzt das Spermium seine Rotationsbewegung fort. Manchmal kann das Köpfchen vorher noch einen Kreis beschreiben, indem eine Schlinge entsteht, und erst dann sich zurückbiegen und um den Schwanz winden (Fig. 118). Windet sich das Köpfchen immer mehr um den Schwanz, wobei es immer weiter nach hinten vorschreitet, so können zwei bis drei Biegungen entstehen und man bekommt Bilder, wie auf Fig. 119 und 120. Das für *Euscorpius* Gesagte gilt auch für *Buthus*, bei dem ganz ähnliche Erscheinungen gesehen wurden. Was für eine Bedeutung diesen Windungen zukommen soll, ist schwer zu sagen. Vielleicht ist hierbei die physiologische Kochsalzlösung, in der die Spermien untersucht wurden, nicht ohne Einfluß gewesen.

Spermatogenese bei Buthus eupeus Koch.

Wenn die Elemente von *Euscorpius carpathicus* durch ihre relative Kleinheit nicht besonders günstig für die spermatogenetischen Untersuchungen waren, so gilt dies in noch weit größerem Maße für *Buthus eupeus*. Da mir außerdem noch ziemlich wenig Material von der letztgenannten Art vorlag, so will ich mich hier nur auf kurze Angaben beschränken. Übrigens scheinen die spermatogenetischen Prozesse bei beiden Arten sehr ähnlich zu verlaufen.

Der Bau der Hodenröhren und die Verteilung der Spermatocysten stimmt mit *Euscorpius* überein. Die Spermatogonien entstehen auch hier im peripheren Teile der Hodenröhren. Sie haben den gleichen Bau, wie diejenigen von *Euscorpius* und unterscheiden sich von diesen dadurch, daß sie viel kleiner sind. Auf Fig. 98 und 99 sieht man die gleichmäßige Verteilung der Chromatinkörnchen auf dem Liningerüst des runden oder ovalen Kernes. Es sind zwei Nucleolen und ein Centriol vorhanden. Auch die Ansammlung der Mitochondrienkörnchen zeigt hier ganz dieselben Verhältnisse.

Die ersten Veränderungen in den Spermatogonien bestehen darin, daß die Chromatinkörnchen sich vergrößern und ein Stadium mit sogenannten »tetradenartigen Gebilden« entsteht (Fig. 99). Es ist mir nicht gelungen, Übergänge zum Stadium der Äquatorialplatte zu beobachten. Was diese letzte anbetrifft, so ist sie bei *Buthus* dadurch gekennzeichnet, daß sie aus einer viel geringeren Anzahl von Chromosomen besteht, nämlich aus etwa 22 (Fig. 100 u. 101). Carnoy (85), welcher bei einer verwandten Art, nämlich *Buthus* (*Scorpio*) *occitanus* Amor, die Mitose studiert hat, gibt an, daß er Zahlen zwischen 22 und 28 gefunden hat.

In Fig. 102 sieht man die Äquatorialplatte von der Seite. Die beiden Centriolen treten hier an den Polen deutlich hervor. Auf Fig. 103 ist ein

Teil der Anaphase dargestellt. In jeder Tochterplatte konnte ich hier auf zwei benachbarten Schnitten bis etwa 20 Chromosomen aufzählen, welche Zahl ungefähr mit der der in der Mutterplatte vorhandenen Chromosomen übereinstimmt. Fig. 104 stellt die Telophase der spermatogonialen Teilung dar. Es ist hier gerade ein solcher Fall abgebildet, wo man an der Spindel zwei Teile unterscheiden kann: einen inneren, mit einem »Zwischenkörperchen« versehenen und einen äußeren, der den ersten mantelartig umfaßt. Darüber vgl. S. 411 bei *Euscorpius*.

Die feineren Prozesse im Chromatin der Spermatocyten I. Ordnung zu verfolgen, ist mir nicht gelungen. Jedenfalls muß aber auch hier sich ein Spirem bilden, worüber uns Fig. 106 in Klarheit setzt.

Die erste Reifungsteilung scheint auch bei dieser Art eine Äquationsteilung zu sein. Ich konnte nämlich einmal während der Anaphase hantelförmige Chromosomen beobachten, wie es bei *Euscorpius* der Fall war (Fig. 107). Die Zahl der Chromosomen konnte hierbei leider nicht bestimmt werden.

Fig. 109 und 110 stellen Ruhestadien zwischen den beiden Reifungsteilungen, d. h. Spermatocyten II. Ordnung dar. Hier sieht man, daß das Chromatin in Form von groben Körnchen gleichmäßig über den ganzen Kern verteilt ist.

Was die zweite Reifungsteilung anbelangt, so war sie schwer zu untersuchen. Ich habe sie an Spermatocyten beobachtet, die frei in ihrer Spermatocyste lagen und sehr klein waren. Infolgedessen waren die Chromosomen während des Stadiums der Äquatorialplatte so nahe voneinander angeordnet, daß sie sozusagen ein einheitliches Gebilde darstellten und ihre Aufzählung unmöglich war. Die Centriolen waren aber dabei gut sichtbar.

Schwer waren auch die Vorgänge an den Mitochondrien zu untersuchen. In den Spermatocyten konnte man, auch mit Hilfe der Bendaschen Methode. nur wenige zerstreute Körnchen auffinden. Wie sie sich bei den Reifungsteilungen verhalten, ist unmöglich zu sagen. Nur in den Spermatiden bemerkt man zuweilen, ähnlich wie bei *Euscorpius*, plattenartige Ansammlungen von wenigen (drei bis vier)? Mitochondrienkörnchen (Fig. 112) nahe am Kern. Nachher zerfallen sie in viele kleinere Körnchen und bilden eine Art Umhüllung um den vorderen Teil des Achsenfadens (Fig. 114).

Die Spermatiden zeichnen sich durch ihre geringe Dimension aus. Man gewahrt in ihnen den runden Kern und einen kleinen Mitochondrienkörper, der sich aus wenigen Körnchen (Bläschen?) zusammensetzt (Fig. 112).

Die weiteren Umänderungen zum fertigen Spermium sind sehr fein und wurden von mir fast gar nicht verfolgt. Im allgemeinen scheinen sie dasselbe durchzumachen (Vacuolisierungsprozesse, Fig. 111), wie die Spermatiden von *Euscorpius*. Auch hier kann das Köpfchen des fast ausgebildeten Spermiums sich schraubenartig winden (Fig. 113). Bei den Spermien, welche sich schon in Pakete versammelt haben, bleibt der hintere Abschnitt des Schwanzes noch längere Zeit zusammengerollt.

Zusammenfassung.

1. In den Hodenröhren kann man keine deutlich ausgesprochene Zonenausbildung entsprechend den einzelnen Etappen der Spermatogenese unterscheiden. Es sind zahlreiche Spermatocysten vorhanden, von denen jede Samenzellen nur einer bestimmten Generation enthält.

2. Die Spermatogonien besitzen einen großen Kern und zwei Nucleolen. Im Cytoplasma um das Centrosoma herum findet sich eine reichliche Ansammlung von Mitochondrienkörnchen, die nahe an die Kernmembran tritt.

3. Vor der Teilung verschwinden nacheinander die beiden Nucleolen. Die Chromatinkörnchen vergrößern sich. Das Centriol, welches von nun an sichtbar wird, teilt sich in zwei Teile. Die Mitochondrien zerstreuen sich über die ganze Spermatogonie.

4. Große Chromatinbrocken (»tetradenartige Gebilde«) wandeln sich direkt in Chromosomen um, welche nach Auflösung der Kernmembran sich zwischen den beiden Centriolen allmählich in eine Äquatorialplatte anordnen.

5. Die Anzahl der Chromosomen ist etwa 70—80, vielleicht noch etwas größer.

6. Bei der spermatogonialen Teilung bilden die Mitochondrien entweder Anhäufungen um die beiden Centriolen, oder sie bilden in Form von Chondriomiten eine Art »Tonnenfigur« um die Spindel.

7. Nach der Rekonstruktion der Kerne und der beiden Nucleolen bleibt in den entstandenen Tochterspermatogonien einige Zeit der Spindelrestkörper sichtbar. Das ringförmige »Zwischenkörperchen« erhält sich viel länger.

8. Es finden mehrere spermatogoniale Teilungen, während welchen die Kerne an Größe immer abnehmen, statt.

9. Die ruhenden Spermatocyten I. Ordnung unterscheiden sich kaum von den jüngeren Spermatogonien. Auch sie haben zwei Nucleolen.

10. Während der Wachstumsperiode gruppieren sich die Chromatinkörnchen in ein feines Spirem mit vielen Schlingen (leptotenes Stadium).

Durch Vergrößerung der Körnchen und Zusammenziehung des Spirems entsteht das pachytene Stadium.

11. Ein deutlich ausgesprochenes Synapsisstadium fehlt. Verdoppelung der Spiremschleifen wurde auch nicht gefunden.

12. Der eine Nucleolus verschwindet gewöhnlich im lepto-, der andre im pachytenen Stadium. Das Centriol teilt sich während des leptotenen Stadiums.

13. Die Mitochondrien erleiden vom Ruhestadium des Spermatocyts I. Ordnung ab wichtige Veränderungen. Die Körnchen werden etwas größer und bilden kurze Chondriomiten, indem sie sich reihenartig hintereinander anordnen. Die Chondriomiten biegen sich um, so daß ihre Enden miteinander verschmelzen und besondere Ringe entstehen. Anfangs liegen die Ringe um das Centrosoma gruppiert; vom leptotenen Stadium aber angefangen zerstreuen sie sich über den ganzen Körper der Spermatocyts. Es sind gewöhnlich 24 Mitochondrienringe vorhanden.

14. Das ganze Spirem zerfällt in 30—40 ungefähr gleich lange Chromosomen. Diese sind anfangs lang, dann verkürzen sie sich und werden kurz-stäbchenförmig.

15. Vor der ersten Reifungsteilung spalten sich die Chromosomen ihrer Länge nach in zwei Hälften, von denen jede eine hantelförmige Gestalt aufweist. Es entstehen etwa 28—36 (40) Diaden. Nachher wird die Gruppierung der Chromosomen zu Paaren aufgehoben und sie liegen alle in der Äquatorialebene der nun entstehenden Teilungsfigur.

16. Bei der ersten Reifungsteilung werden die Chromosomen ungeteilt auf die beiden Spermatocyten II. Ordnung verteilt. Es liegt hier somit eine Prääquationsteilung vor.

17. Zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung schiebt sich ein Ruhestadium des Spermatocyts II. Ordnung ein. Der Kern rundet sich ab, umgibt sich mit einer feinen Membran. Das Chromatin ist in Form von Körnchen, die sich nachher vergrößern, verteilt. Zuweilen sieht man sogar Andeutungen auf die beiden Nucleolen. Die zwölf Mitochondrienringe gruppieren sich hierbei vorübergehend in ein Plättchen.

18. Bei der zweiten Reifungsteilung stellen sich die 28—38 hantelförmigen Chromosomen mit ihren Längsachsen perpendiculär zur Äquatorialebene der Spindel und werden an der Stelle ihrer Einschnürung quer halbiert. Die zweite Teilung ist somit eine Reduktionsteilung.

19. Die Mitochondrienringe vermehren sich während der Reifungsteilungen nicht und werden so verteilt, daß in die Spermatocyten II. Ordnung die Hälfte ihrer ursprünglichen Anzahl, also etwa zwölf, in die Spermatiden nur ein Viertel, also etwa sechs, übergeht.

20. Die Spermatide besitzt nach der Teilung einen rundlichen Kern, etwa sechs Mitochondrienringe (-Bläschen), die sich vorübergehend in ein Plättchen gruppieren, ein Centrosom (Sphäre) und den Spindelrestkörper, der bald verschwindet.

21. Im nächsten verlaufen am Kern Vacuolisierungsprozesse, wobei sich das Chromatin an der einen Seite der schließlich einheitlich gewordenen großen Vacuole konzentriert. Gleichzeitig nimmt das Protoplasma an ihrer Masse ab und die Mitochondrienbläschen zerfallen in feine Körnchen.

22. Die schließliche Umwandlung in das Spermatozoon besteht darin, daß der Kern sich stark in die Länge streckt, sodann im oberflächlichen Zellplasma der anfangs spiralig zusammengerollte Achsenfaden entsteht, um welchen die Mitochondrienkörnchen eine zarte Umhüllung bilden.

23. Mit der Auseinanderrollung des Schwanzfadens und starker Streckung des Köpfchens unter ständigem Dünnerwerden ist die Entwicklung des Spermatozoons beendet.

24. Reife Spermien, in Pakete zusammengefügt, gelangen in die Geschlechtswege.

25. Am lebenden Spermatozoon wurden zwei Arten von Bewegungserscheinungen beobachtet, die 1. in einer Rotation um die Längsachse, 2. in dem Zurückbiegen des Köpfchens und seinem Winden um den Schwanzfaden bestanden.

St. Petersburg, im Mai 1912.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Benda, C. 1903. Die Mitochondria. Merkels u. Bonnets Ergebn. Bd. XII.

Birula, A. 1894. Über den Bau der Geschlechtsorgane der Galeodiden. Horae Soc. Entom. Ross. Bd. XXVIII.

Bösenberg, H. 1904. Zur Spermatogenese bei den Arachniden. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXVIII.

—— 1905. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Arachnoiden. Zool. Jahrb., Abt. Morph. Bd. XXI.

Carnoy, J. B. 1885. La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule. T. I.

Croneberg, A. 1888. Beitrag zur Kenntnis des Baues der Pseudoscorpione. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou (N. S.) T. II.

Duesberg, J. 1908. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXI.

—— 1910. Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. Arch. f. Zellforsch. Bd. VI.

Ebner, V. v. 1909. Über die Teilung der Spermatocyten bei den Säugetieren. Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Bd. CVIII.

Ganin, M. 1867. Entwicklungsgeschichte des Scorpions. Sitzber. Univ. Charkow. Suppl. (russisch).

Giglio-Tos, E. e Granata, L. 1908. I mitochondri nelle cellule seminali maschili di Pamphagus marmoratus (Burm.). Biologica. Vol. II.

Gilson, G. 1884—87. Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. La Cellule. T. I, II, IV.

Goldschmidt, R. 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Vorl. Mitt.) Biol. Centralbl. Bd. XXIV. — Zool. Jahrb., Abt. f. Morph. Bd. XXI.

Granata, L. 1909. Le divisioni degli spermatociti di Xylocopa violacea L. Biologica. Vol. II.

Häcker, V. 1909. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I.

Koltzoff, N. K. 1909. Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelet des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

Metschnikoff, El. 1868. Untersuchungen über die Entwicklung der Samenkörper bei einigen Tieren. Arb. I. Kongr. russ. Naturf. in Petersburg. (Russisch.)

Meves, Fr. 1900. Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI.

—— 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.

Meves, Fr. und Duesberg, J. 1908. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro L.). Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXI.

Montgomery, Th. H. 1905. The Spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with general considerations upon chromosome reduction and the heterochromosomes. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. LVII.

Moore, J. E. S. and Miss A. L. Embleton. 1906. On the synapsis in Amphibia. Proc. Roy. Soc. London, B. Vol. LXXVII.

Moore, J. E. S. and Robinson, L. E. 1905. On the behaviour of the nucleolus in the Spermatogenesis of Periplaneta americana. Q. J. M. Sc. (N.-S.) Vol. XLVIII.

Nordenskiöld, E. Zur Spermatogenese von Ixodes reduvius. Zool. Anz. Bd. XXXIV.

Otte, H. 1907. Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. XXIV.

Popoff, M. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.

Samson, Kath. 1910. Zur Spermiohistogenese der Zecken. Sitzber. Ges. Nat. Freunde Berlin, für 1909.

Schleip, W. 1906. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala Dug. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. XXIII.

Spitschakoff, Th. 1909. Spermien und Spermiohistogenese bei Cariden. Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

Tarnani, J. K. 1904. Anatomie de Thelyphonus caudatus (L.) Suppl. Vol. XVI. Mém. Inst. Agron. Forest. Novo-Alexandria. (Russisch.)

Wagner, Jul. 1896. Einige Beobachtungen über die Spermatogenese bei den Spinnen. Zool. Anz. Jahrg. 1896.

—— 1896. Beobachtungen über die Spermatogenese bei den Spinnen. Arb. St.-Petersb. Nat. Ges. Bd. XXVI. (Russisch.)

WALLACE, L. 1900. The accessory chromosome in the Spider. Anat. Anz. Bd. XVIII.
—— 1904. The function of the accessory chromosome in the Spider. Amer. Natur. Vol. XXXVIII.
—— 1905. The spermatogenesis of the Spider. Biol. Bull. Woods Hall. Vol. VIII.
—— 1909. The spermatogenesis of Agelena naevia. Ibid. Vol. XVII[1]).
WASSILIEFF, A. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren, mit Ausnahme der Fig. 115—120, sind mit dem ABBEschen Zeichenapparat auf dem Niveau des Objekttisches entworfen. Es wurde Oc. 4 (für Fig. 25 und 48—52 Comp.-Oc. 18) und Hom. Imm. 1/12 benutzt; die Vergrößerung ist demnach etwa 1170. EH bedeutet: Färbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN; Bj = Färbung nach BIONDI; Bd = Färbung nach BENDA (auf den Tafeln schwarz dargestellt).

Tafel XXII.

Fig. 1—67. *Euscorpius carpathicus.*

Fig. 1. Kern der Wandzelle des Hodens. EH.

Fig. 2. Dasselbe. EH.

Fig. 3. Dasselbe. Schrumpfung. EH.

Fig. 4. Spermatogonie einer frühen Generation. Zwei Nucleolen. Centrosom inmitten der Mitochondrienansammlung. Bd.

Fig. 5. Dasselbe. Ein Nucleolus. Unten ein Kern der Intima der Hodenröhre. EH.

Fig. 6. Dasselbe. Zwei Mitochondrienhaufen; links ein färbbares Gebilde (?). Bj.

Fig. 7. Dasselbe. Vergrößerung der Chromatinkörnchen. Das Centriol hat sich eben geteilt. EH.

Fig. 8. Dasselbe. EH.

Fig. 9. Dasselbe. Chondriomiten. Bd.

Fig. 10. Dasselbe. Stadium mit »tetradenartigen Gebilden«. EH.

Fig. 11. Prophase der spermatogonialen Teilung. EH.

Fig. 12. Äquatorialplatte einer Spermatogonie mit etwa 78 Chromosomen. EH.

Fig. 13. Dasselbe. EH.

Fig. 14. Metaphase der spermatogonialen Teilung. Zwischen den drei Spermatogonien ein schwarzer dreistrahliger Stern. EH.

Fig. 15. Metaphase. Bj.

Fig. 16. Anaphase der spermatogonialen Teilung. EH.

Fig. 17. Dasselbe (jüngere Spermatogoniengeneration). Ansammlung der Mitochondrien an beiden Polen. Bd.

Fig. 18. Späte Anaphase. Die Chondriomiten bilden eine Art Hülle um die Teilungsfigur. Rechts oben der Rest des »Zwischenkörpers«. Bd.

Fig. 19. Zwei Spermatogonien nach der Teilung. Spindelrestkörper. Bd.

---

[1]) Die Arbeit war mir leider im Original nicht zugänglich.

Fig. 20. Zweikernige Spermatogonie. Spindelrestkörper. Rekonstruktion der Nucleolen. EH.

Fig. 21. Spermatogonie einer späteren Generation. Bj.

Fig. 22. Anaphase einer späteren spermatogonialen Teilung. EH.

Fig. 23. Polansicht der Tochterplatte desselben Stadiums. EH.

Fig. 24. Junge Spermatogonie. Rekonstruktion der Nucleolen. Bd.

Fig. 25. Drei Chromosomen aus einer spermatogonialen Tochterplatte. EH.

Fig. 26. Mehrpolige Teilungsfigur. EH.

Fig. 27. Spermatocyt I. Ordn. Ruhestadium. Anfang der Bildung der Mitochondrienringe. Zwei Nucleolen. Bd.

Fig. 28. Dasselbe. Chondriomiten. Bd.

Fig. 29. Dasselbe. Die Mitochondrienringe schon gebildet. Bd.

Fig. 30. Zwei Spermatocyten I. Ordn. Anfang der Spirembildung (leptotenes Stadium). Bj.

Fig. 31. Dasselbe. Synapsisstadium (?). EH.

Fig. 32. Teil einer Schleife des dicken Spirems. EH.

Fig. 33. Spermatocyt I. Ordn. Übergang zum pachytenen Stadium. (Mitochondrien nicht dargestellt.) EH.

Fig. 34. Dasselbe. EH.

Fig. 35. Dasselbe. Pachytenes Stadium. EH.

Fig. 36. Dasselbe. EH.

Fig. 37. Dasselbe. Bj.

Fig. 38. Vierkerniger (der eine Kern ist nicht dargestellt) Spermatocyt I. Ordn. Seltene Form der Nucleolen. Bd.

Fig. 39. Zerfall des Spirems in schleifenartige Chromosomen. EH.

Fig. 40. Verkürzung der Chromosomen. Hämalaun (die Mitochondrien haben sich nicht gefärbt).

Fig. 41. Stäbchenförmige Chromosomen gruppieren sich zwischen den beiden Centriolen.

Fig. 42. Spaltung der Chromosomen. Diadenbildung. EH.

Fig. 43. Dasselbe. EH.

Fig. 44. Gruppierung der Diaden in die Äquatorialplatte. Bd.

Fig. 45. Polansicht desselben Stadiums. Bd.

Fig. 46. Polansicht der Äquatorialplatte eines Spermatocyts I. Ordn. EH.

Fig. 47. Metaphase I. EH.

Fig. 48. Vier Chromosomen des Stadiums kurz vor der Diadenbildung. Größenunterschied der einzelnen Chromosomen. EH.

Fig. 49. Drei Diaden. EH.

Fig. 50. Chondriomiten und Übergänge zur Bildung der Mitochondrienringe. Bd.

Fig. 51. Mitochondrienringe, die eben gebildet sind. Bd.

Fig. 52. Mitochondrienringe in verschiedenen Ansichten. EH.

Fig. 53. Metaphase der I. Reifungsteilung (Mitochondrien nur zum Teil dargestellt). Bj.

Fig. 54. Telophase der I. Reifungsteilung. EH.

Fig. 55. Spermatocyt II. Ordn. Ruhestadium. EH.

Fig. 56. Dasselbe. Die Mitochondrien ordnen sich zu einem Plättchen. EH.

Fig. 57. Dasselbe. Bj.

Fig. 58. Dasselbe. Die Mitochondrien verteilen sich gleichmäßig. EH.

Fig. 59. Prophase der II. Reifungsteilung.

Fig. 60. Polansicht der Äquatorialplatte eines Spermatocyts II. Ordn. Bj.

Fig. 61. Metaphase der II. Reifungsteilung. 28 hantelförmige Chromosomen. Bj.

Fig. 62. Dasselbe. Querteilung der Chromosomen. Die Mitochondrien ungleichmäßig verteilt. Bd.

Fig. 63. Dasselbe. EH.

Fig. 64. Anaphase der II. Reifungsteilung. Bj.

Fig. 65. Dasselbe. Bd.

Fig. 66. Telophase der II. Reifungsteilung. EH.

Fig. 67. Dasselbe etwas später. Bj.

Tafel XXIII.

Fig. 68—97. *Euscorpius carpathicus.*

Fig. 68. Spermatide mit quer durchschnittenen Spindelfasern. Bj.

Fig. 69. Zwei Spermatiden durch einen »Verbindungskörper« zusammengehalten. Bd.

Fig. 70. Zwei Spermatiden durch den Spindelrestkörper zusammengehalten. Bd.

Fig. 71. Spermatide nach der Teilung. Bd.

Fig. 72. Dasselbe. EH.

Fig. 73. Spermatide. Die Mitochondrien ordnen sich zu einem Plättchen. EH.

Fig. 74. Dasselbe. Bd.

Fig. 75. Dasselbe. Die Mitochondrien aufgequollen. Sphäre. Zwei Centriolen. Bd.

Fig. 76—97. Stadien der Umbildung der Spermatide in das reife Spermium.

Fig. 80. Stadium in Degeneration begriffen (?). Bj.

Fig. 82—88. Vacuolisierungsprozesse im Kern. Zerfall der Mitochondrienbläschen in Körnchen.

Fig. 89—92. Anlage des Spermiumköpfchens.

Fig. 93. Bildung des Achsenfadens an der Peripherie. EH.

Fig. 94. Dasselbe. Mitochondrienhülle um den Achsenfaden. Bd.

Fig. 95. Junges Spermium. Das Köpfchen noch deutlich abgesetzt und ebenso wie der Schwanz schraubenartig gewunden. EH.

Fig. 96. Schraubenartig gewundenes Spermiumköpfchen. Man sieht die Skeletfasern. Bj.

Fig. 97. Vorderer Teil des jungen Spermiums. Spitzenstück. Bj.

Fig. 98—114. *Buthus eupeus.*

Fig. 98. Spermatogonie. EH.

Fig. 99. Dasselbe. Bd.

Fig. 100. Polansicht der Äquatorialplatte einer Spermatogonie mit 22 Chromosomen. EH.

Fig. 101. Dasselbe. EH.

Fig. 102. Seitenansicht der Äquatorialplatte einer Spermatogonie. EH.

Fig. 103. Anaphase der spermatogonialen Teilung (nur ein Teil dargestellt). EH.

Fig. 104. Telophase der spermatogonialen Teilung. EH.

Fig. 105. Zwei ruhende Spermatogonien nach der Teilung. Spindelrestkörper. EH.

Fig. 106. Zwei Spermatocyten I. Ordn. Zerfall des Spirems. EH.

Fig. 107. Anaphase der I. Reifungsteilung. EH.

Fig. 108. Dasselbe. Etwas später. EH.

Fig. 109. Spermatocyt II. Ordn. Ruhestadium. EH.
Fig. 110. Dasselbe. Oben ein Mitochondrienplättchen. Bd.
Fig. 111. Spermatide. Umwandlungsstadium in das Spermium. EH.
Fig. 112. Junge Spermatide. Bd.
Fig. 113. Junges Spermium (ein Teil). Köpfchen schraubenartig gewunden. EH.
Fig. 114. Dasselbe (ein Teil). Mitochondrienhülle um den Achsenfaden. EH.

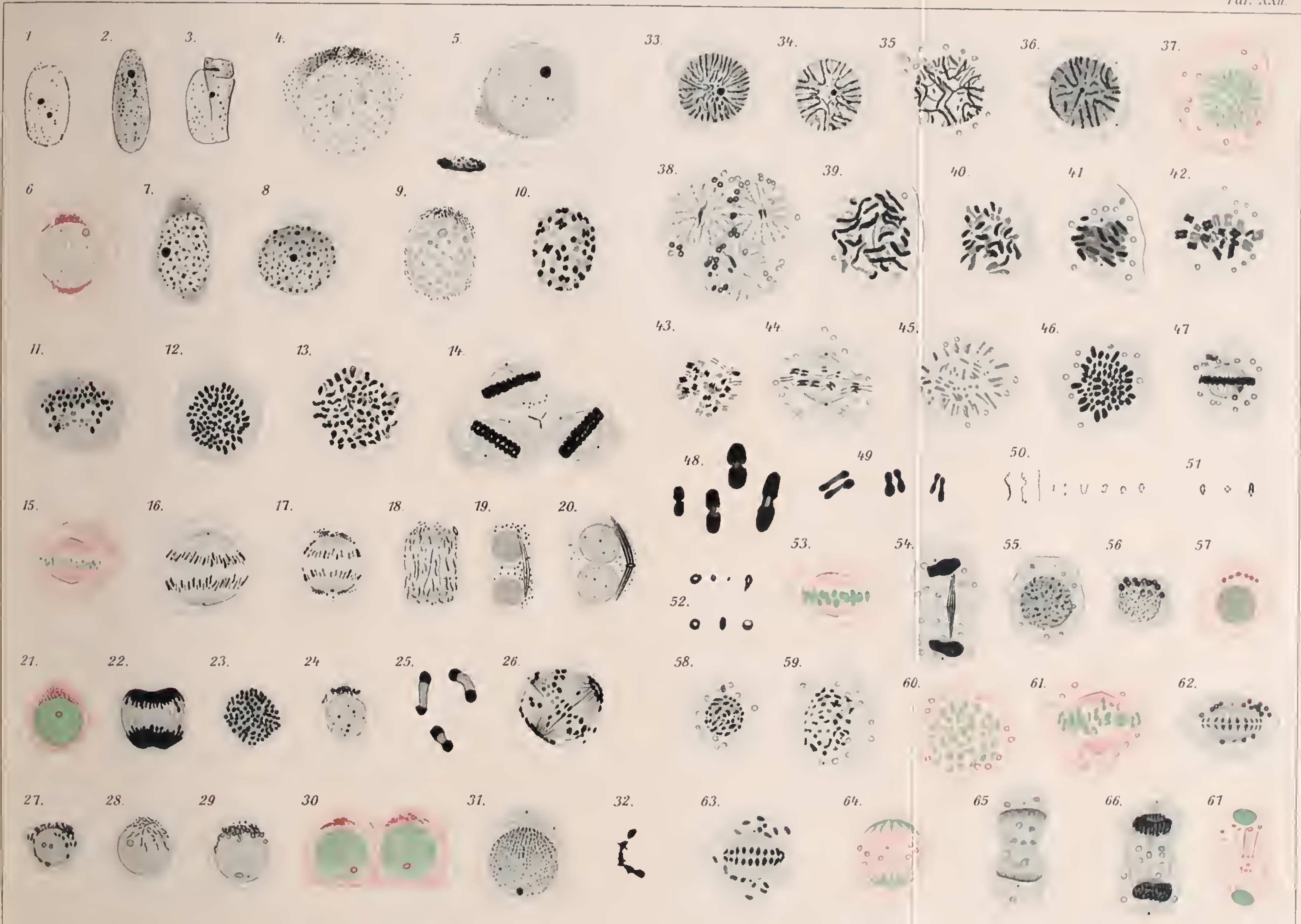
Fig. 115—120. *Euscorpius carpathicus.* Vergr. etwa 600.

Fig. 115. Spermatocyste mit reifen Spermien aus Vas deferens. Nach dem Leben gezeichnet.

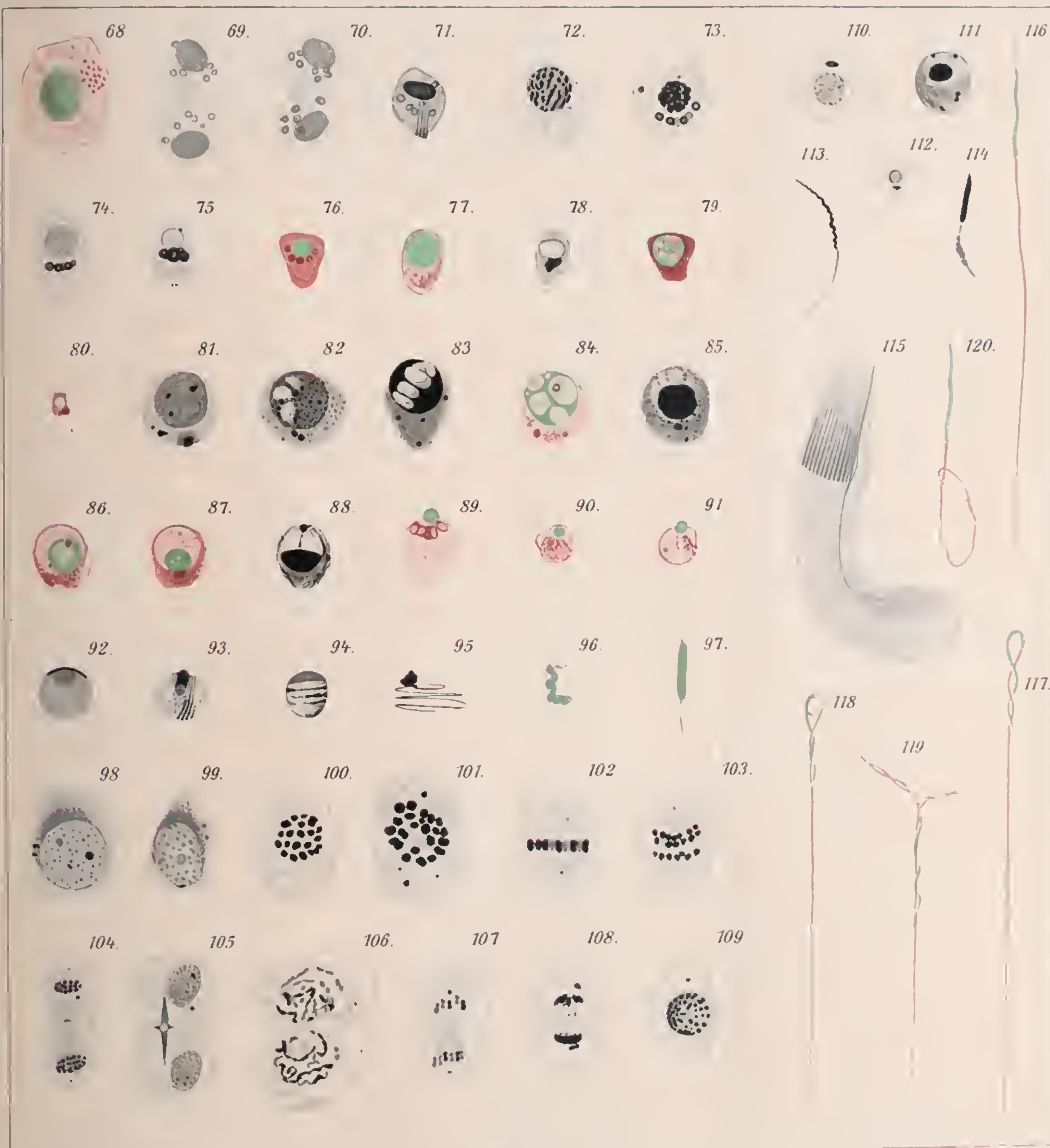
Fig. 116. Reifes Spermium. Bj.

Fig. 117—120. Reife Spermien aus Receptaculum seminis des ♀. Verschiedene Momente der Bewegungsphänomene. Bj.





J. Sokolow del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



J. Sokolow del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Über die Struktur und Genese der Ascarischromosomen.

Von

Dr. Kristine Bonnevie
(Professor an der Universität Kristiania).

Mit 7 Textfiguren.

Soeben hat Vejdovsky (1912) eine große und sehr wertvolle Arbeit: »Zum Problem der Vererbungsträger« erscheinen lassen, in welcher er die feineren Strukturen der Chromosomen eingehend behandelt.

Seine Resultate in betreff der nacheinander folgenden Chromosomengenerationen stimmen auf wesentlichen Punkten mit den von mir in verschiedenen Objekten schon früher (1908 a) gewonnenen überein, indem auch Vejdovsky die Entstehung neuer Chromosomen aus den in der vorhergehenden Chromosomengeneration oberflächlich verlaufenden Spiralfädchen konstatieren konnte. Auch hat Vejdovsky unsre Kenntnis dieser Spiralfädchen insofern erweitert, als er sie in den von ihm untersuchten Objekten nicht nur in der Telophase, sondern auch in der Prophase nachweisen konnte. — Wie unten gezeigt werden soll, kann auch ich jetzt diese Befunde bestätigen.

Trotz dieser Übereinstimmung in fundamentalen, tatsächlichen Resultaten lassen sich in betreff der theoretischen Auffassungen der von uns beiden beschriebenen Verhältnisse jedoch verschiedene Differenzen nachweisen.

Gerade diese Differenzpunkte werden, ganz natürlich, von Vejdovsky sehr eingehend diskutiert; er läßt sie aber auch wegen verschiedener Mißverständnisse meiner Befunde größer erscheinen als sie tatsächlich sind. Seine ganze Diskussion wird daher wohl für den Leser, wie anscheinend auch für Vejdovsky selbst, als Resultat ergeben, daß zwischen unsern Befunden ein »schroffer Widerspruch« besteht, oder — wie es von Vejdovsky schon (S. 29) ausgesprochen wurde — daß die Übereinstimmung zwischen unsern »Auffassungen« nur eine sehr geringe ist

»und sich bloß auf das Stadium der Umbildung der Spiralfäden zum Kernreticulum beschränkt«. — »In allen übrigen Hauptrichtungen unsrer Deutungen« besteht nach VEJDOVSKY »eine absolute Differenz«.

Dies mag wohl im großen ganzen richtig sein; unsre »Deutungen« sind auf wesentlichen Punkten recht verschieden.

Doch scheint mir die Übereinstimmung unsres Tatsachenmaterials viel wesentlicher zu sein als der Unterschied unsrer persönlichen Auffassungen; ich habe es daher im Interesse künftiger Forschung auf diesem Gebiete für richtig gehalten, unsre schon gewonnenen Resultate zusammenzustellen, um dadurch eine Entscheidung zu ermöglichen, ob und inwieweit sie sich gegenseitig decken, und auf welchen Punkten noch wesentliche Differenzen bestehen.

Es wird dann zuerst notwendig sein, die tatsächlichen Befunde von VEJDOVSKY meinen eignen früheren gegenüberzustellen, um später auf Grundlage dieser Befunde die wesentlichen Unterschiede unsrer Auffassungen diskutieren zu können.

Als wesentliche Resultate meiner Untersuchung über die Chromosomen in *Ascaris*, *Allium* und *Amphiuma* habe ich (1908a) folgendes zusammengestellt (S. 484, *Allium*):

1. »In jedem Chromosom wird in der Telophase ein dünner, in der ganzen Länge des Chromosoms spiralig verlaufender Chromatinfaden herausdifferenziert.

2. Während die achromatische Substanz der Chromosomen aufgelöst wird, werden die Windungen der chromatischen Spiralfäden durch Anastomosen verbunden und bilden so das Kernnetz.

3. In der Prophase werden die Anastomosen wieder aufgelöst, und die in den alten Chromosomen endogen entstandenen Chromatinspiralen entwickeln sich zu den Chromosomen der folgenden Mitose«.

Auch für *Ascaris* und *Amphiuma* habe ich (S. 497) »in den Chromosomen der Telophase die endogene Entstehung eines chromatischen Spiralfadens verfolgen können, sowie auch die Entwicklung der Chromosomen der nächstfolgenden Prophase auf Grundlage eines ebensolchen Fadens.« — »Eine Kontinuität der Telophasenstrukturen mit denjenigen der Prophase« ließ sich auch hier »als überwiegend wahrscheinlich« bezeichnen.

Jetzt hat auch VEJDOVSKY (1912, S. 12) gefunden, daß die Chromosomen des gereiften *Ascaris*-Eies »aus zwei Komponenten bestehen, einem weniger färbbaren homogenen Substrate, auf dessen Oberfläche der dunkel sich färbende Spiralfaden oder das Chromonema verläuft«.

Und weiter (S. 13), »daß die äußere Spirale oder das Chromonema des alten Chromosoms eine neue Chromosomanlage des Vorkernes bildet«, während »das achromatische Substrat dieser Chromosomen . . . zur Grundsubstanz oder zum künftigen Kernsaft wird«.

Diese übereinstimmenden generellen Resultate über das Verhalten nacheinander folgender Chromosomengenerationen wurden von uns beiden durch genaues Studium der verschiedenen Phasen, die von den einzelnen Chromosomengenerationen durchlaufen werden, gewonnen. — Auch in betreff dieser einzelnen Stadien stimmen unsre tatsächlichen Beobachtungen sehr wohl überein.

Nach meiner Beschreibung der Spiralfadenbildung der Chromosomen in der Telophase habe ich die Entwicklung des Kernnetzes in folgender Weise beschrieben (1908, S. 480):

»Bald treten zwischen den einzelnen Chromosomen Anastomosen zum Vorschein, und zwar vornehmlich (vielleicht ausschließlich) zwischen den Windungen der Chromatinspiralen.« — — »Die Anastomosen werden — — bald auf Kosten der Chromatinfäden mehr chromatinreich, bis zuletzt jeder Unterschied zwischen Fädchen und Anastomosen geschwunden ist; das Chromatin scheint jetzt auf ein im Kern gleichmäßig entwickeltes Kernnetz verteilt zu sein.« — — »Im ,ruhenden Kern' findet man, wie bekannt, das Chromatin oft vorzugsweise an den Knotenpunkten des Netzwerkes angesammelt, während die dazwischen liegenden Fädchen mehr oder weniger chromatinfrei sind. — Dies war auch zum Teil in meinen *Allium*-Präparaten der Fall«.

Und weiter (S. 482): »Die erste Einleitung zur Chromosomenbildung der Prophase ist in einem Verschwinden der zwischen den Windungen der Chromatinspiralen gebildeten Anastomosen zu erblicken.« Man sieht dann »die chromatischen Spiralfäden, die seit ihrem endogenen Entstehen in den Chromosomen der Telophase kontinuierlich verfolgt werden konnten, wieder deutlich voneinander getrennt«.

Ganz ähnliche Beobachtungen müssen wohl auch für die entsprechende Beschreibung Vejdovskys zugrunde liegen. Er sagt (S. 480):

»Auf diese Weise bildet das ursprüngliche Chromonema den Ausgangspunkt zur Bildung des neuen Chromosoms in der Gestalt eines schließlich unverhältnismäßig langen Fadens, an dessen Oberfläche die chromatischen Körnchen nicht nur weit von einander entfernt erscheinen sondern auch ihre Chromatizität dermaßen einbüßen können, daß sie schließlich in den meisten Fällen lediglich als blasse Punkte an der Oberfläche des Fadens wahrnehmbar sind.

Da sich diese Differenzierungen in dem Zeitpunkte der Katachromase abspielen, wo die Gesamtheit der Chromosomen dieses Entwicklungsstadium innerhalb des neuen Kernes durchmacht, wobei die Einzelfäden durch seitliche Fortsätze (Boveris »Pseudopodien«) anastomosieren, so erscheinen die Chromosomen als scheinbar ihre Autonomie einbüßend, in der Gestalt des sogenannten Kernreticulums. Wir haben aber bei *Ascaris* die Selbständigkeit der Fäden bis in das letzte Stadium der Katachromase über jeden Zweifel verfolgen können.«

Die weitere Entwicklung der Chromosomen während der Prophase wird von mir (1908, S. 506) in den folgenden Worten zusammengefaßt:

»Die langen, dünnen, spiralig gewundenen Chromosomen werden, augenscheinlich unter Flüssigkeitsaufnahme, in dickere, kürzere Fädchen umgebildet, während ihre zuerst dichten Spiralwindungen sich mehr oder weniger vollständig lösen.« — —

»Während die Chromosomen in dieser Weise ihre charakteristische Form annehmen, geschieht in ihnen auch eine innere Differenzierung. Die neu gebildete achromatische Substanz wird in ihrer Mitte angesammelt, während die chromatische Substanz auf eine oberflächliche Schicht zurückgezogen wird«.

Eine ebensolche Anordnung der beiden Bestandteile im jungen Chromosom ist — wie aus dem folgenden Satz (S. 135) hervorgeht — auch von Vejdovsky gefunden worden:

»Das Lininsubstrat erscheint, wie wir ontogenetisch nachweisen konnten, aus der Differenzierung des Chromonemas, indem sich ein Teil seiner Substanz zur axialen[1]) Skeletsubstanz, dem Linin, umgebildet hat und an seiner Oberfläche[1]) die Chromatinanlagen in Form von Chromiolen trägt.«

Auf die Darstellung Vejdovskys von dem Zusammentreten dieser Chromiolen zur Bildung eines neuen Spiralfadens (Chromonema), werde ich unten näher zurückkommen. Was hier zunächst interessiert, ist aber die Tatsache, daß Vejdovsky, wie ich, in den der Chromosomenteilung vorausgehenden Stadien weder Chromiolen noch Chromonema, sondern nur eine zusammenhängende, oberflächliche Chromatinlage wahrnehmen konnte. So sagt er (S. 43) über *Decticus*:

»Nach der Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte sind die Autosomen stark verkürzt, intensiv gefärbt und es lassen sich die ursprünglichen Komponenten derselben nicht mehr wahrnehmen,« —

[1]) Von mir gesperrt.

und (S. 130) im allgemeinen: »Namentlich in den zur Längsteilung sich vorbereitenden Chromosomen vermag man kaum die Spirale, infolge der engen Zusammenschiebung der Spiralturen zu erkennen, da die Oberfläche als aus einer homogenen Substanz zu bestehen scheint[1]) und für solche auch gehalten wird.«

Nach vollendeter Teilung haben wir dann wieder beide an der Oberfläche jedes Tochterchromosoms das deutliche Hervortreten eines chromatischen Spiralfadens konstatieren können, — wonach der eben beschriebene Lebenscyklus aufs neue einsetzt.

So weit, d. h. in betreff der ganzen tatsächlichen Grundlage für die Annahme einer Entstehung der einen Chromosomengeneration durch Entwicklung des während der vorhergehenden Generation existierenden Spiralfadens stimmen die Resultate Vejdovskys mit den schon früher von mir gewonnenen sehr wohl überein.

Eine solche Übereinstimmung unsrer an so vielen verschiedenen Pflanzen- und Tierformen gewonnenen Resultate läßt auch diese von uns beiden verfochtene Auffassung der Chromosomen sehr viel an Wert gewinnen, indem sie eine generelle Bedeutung derselben wahrscheinlich macht[2]).

Mit Kenntnis dieser fundamentalen Übereinstimmung unsrer Resultate, wird man kaum ohne Überraschung diejenigen Aussagen Vejdovskys lesen können, in welchen er zu wiederholten Malen hervorhebt, daß seine Auffassung der Chromosomenindividualität von der meinigen wie auch von allen früheren wesentlich verschieden sei. — Dieser Unterschied zwischen unsern Auffassungen scheint, nach Vejdovsky, teils in der Beantwortung der Frage von der Identität der Chromosomen und besonders der Chromatinsubstanz, teils auch in unsrer Auffassung vom Verhältnis zwischen Chromatin- und Lininsubstanz zu

[1]) Von mir gesperrt.

[2]) Die Entstehung chromatischer Spiralfäden an der Oberfläche der Tochterchromosomen, sowie das kontinuierliche Bestehen derselben bis in die folgende Prophase ist auch von Schneider (1910) für die Salamanderlarve aufs schönste bestätigt worden. Ein Unterschied unsrer Befunde ist nur darin zu sehen, daß Schneider »in jedem Tochterchromosom zwei spiralige Miten« (S. 221) annimmt, während ich in vielen Fällen sowohl in Telophasen- als auch in Prophasenbildern dem alten Chromosom entsprechend nur einen einzigen Spiralfaden wahrnehmen konnte. Neben diesen ganz klaren Bildern habe ich zwar auch einige gefunden, die sich nur als zwei umeinander gewundene Spiralfäden deuten ließen.

Erneute Untersuchung meiner Präparate haben die Richtigkeit dieser Befunde nur bestätigen können.

liegen. — Um so mehr überraschend waren mir diese Aussagen, als sich die als »die meinige« dargestellte Auffassung mir selbst zum Teil ganz fremd erwies.

Ich habe es daher notwendig gefunden, meine Stellung zu diesen Fragen nochmals auseinanderzusetzen. — Meine »Auffassung« der Chromosomenindividualität, wie sie in 1908 dargestellt wurde und heute noch unverändert besteht, ist nämlich an die von mir zuerst beschriebenen und von Vejdovsky bestätigten Tatsachen so genau angeknüpft, daß ein theoretischer Widerspruch zwischen unsern Auffassungen nur in einer Verkennung der Tatsachen seinen Grund haben kann.

Vejdovsky referiert (1912, S. 33) meine Auffassung der Chromosomenindividualität in der folgenden Weise:

»Nach Bonnevie wird dieselbe chromatische Substanz von Zelle auf Zelle übertragen, die postulierte »Verjüngung« hat keine Bedeutung für eine Veränderung des Chromatins. Dadurch unterscheidet sich die Auffassung von Kr. Bonnevie nur unbedeutend von der ursprünglichen Annahme Boveris, nach welcher die Chromosomen als individuelle, voneinander unabhängige und unveränderte Stoffeinheiten von einer Zellgeneration auf die andre übertragen werden.« — »Die Hypothese setzt (daher) nach wie vor voraus, daß jedes neue Chromosom mit einem bestimmten, welches in den Kern eingegangen, identisch ist.«

Ganz abgesehen davon, daß Vejdovsky in diesen Worten den Sinn der BovERIschen Individualitätslehre auch kaum recht wiedergegeben hat, — so läßt sich nicht gut einsehen, wie meine Auffassung in solcher Weise zusammengefaßt werden konnte. — Ich habe nämlich (1908, S. 504) die theoretischen Resultate meiner Untersuchung in den folgenden Worten, die mir klar genug scheinen, ausgedrückt:

»Eine genetische Kontinuität der Chromosomen nacheinander folgender Mitosen konnte in den von mir untersuchten Objekten teils sicher (*Allium*, *Amphiuma*), teils mit überwiegender Wahrscheinlichkeit (*Ascaris*) verfolgt werden. — Es ging aber auch hervor, daß eine Identität der Chromosomen verschiedener Mitosen nicht existiert, sondern daß jedes Chromosom in einem früher existierenden endogen entstanden ist, um wieder am Ende seines Lebens für die endogene Entstehung eines neuen Chromosoms die Grundlage zu bilden.« —

Die für diese Resultate zugrunde liegenden Tatsachen decken sich, wie schon oben gezeigt, mit den auch für Vejdovskys »Stellungnahme« gegebenen »Beweisen« (S. 170): »daß nämlich die Struktur der Chromosomen sich nicht so einfach verhält, daß die letzteren nicht aus einer

einheitlichen Substanz bestehen und in derselben auf die nachfolgenden Generationen überliefert werden, sondern daß sie in jedem Entwicklungszustande aus zwei Substanzen, dem Chromatin und Linin zusammengesetzt sind, welche letzteren einer gemeinsamen Anlage, dem Chromonema, ihren Ursprung verdanken«.

Auch in Einzelheiten scheint VEJDOVSKYS Auffassung von der Chromosomenindividualität mit der meinigen übereinzustimmen.

So habe ich (1908, S. 504) geschrieben: »Es existiert also, der Reihe der Zell- und Kerngenerationen entsprechend, auch eine Reihe nacheinanderfolgender Chromosomengenerationen, deren jede von einer für die Art charakteristischen Gruppe von Chromosomenindividuen repräsentiert wird. Jedes Individuum ist in einem entsprechenden Chromosom der vorhergehenden Generation endogen entstanden«.

Derselbe Gedanke wird auch bei VEJDOVSKY wiedergefunden und in den folgenden Worten ausgedrückt (S. 171):

»Aus allen diesen Gründen muß man die Chromosomen als wirkliche Individuen ohne jede Einschränkung erklären, die teils ihre Substanzen in der Gestalt des Chromonemas auf die nächste Zellgeneration überliefern, teils auf die Zellsubstanz in der Gestalt der Zellkerne einwirken«.

Bei mir findet man (1908, S. 505): »Die selbständige Existenz eines Chromosomindividuums beginnt, wenn in der Telophase ein chromatischer Spiralfaden im alten Chromosom herausdifferenziert wird.« — — Und bei VEJDOVSKY (1902, S. 170): »Mit dem Spiralfaden beginnt jedes Chromosom seine Existenz, wobei das Lininsubstrat des alten Fadens zur Anlage des Kernenchylems aufgelöst wird.«

Während meines aufmerksamen Durchlesens von VEJDOVSKYS Arbeit habe ich überhaupt gefunden, daß seine Auffassung der Chromosomenindividualität mit der schon 1908 von mir ausgesprochenen aufs beste übereinstimmt. — Beide tragen auch dazu bei, die von RABL und BOVERI begründete »Individualitätslehre« wesentlich zu stützen. — Ich habe es nämlich nicht, wie VEJDOVSKY, so verstanden, daß BOVERIS Annahme von »irgendeiner Art von Einheit«, die sich im ruhenden Kern noch für jedes Chromosoma erhält (BOVERI 1907, S. 229) notwendig auch eine »Identität« der Chromosomen der nacheinanderfolgenden Zellgenerationen voraussetzt; — ich kann daher auch zwischen den von mir und später von VEJDOVSKY gewonnenen Resultaten und der »Individualitätshypothese« keinen Widerspruch erkennen. — Nur hat nach unsern Befunden die von BOVERI vorausgesetzte, ganz unbestimmte »Art von Einheit« in dem chromatischen Spiralfaden (»Chromonema« VEJDOVSKYS) einen mehr konkreten Repräsentanten gefunden.

Wir gehen jetzt zur andern Seite der Individualitätsfrage, dem Verhalten zwischen Chromatin und Linin über. Auch hier besteht, nach Vejdovsky, zwischen unsern Auffassungen ein schroffer Widerspruch, der aber vergebens in den von uns beiden beschriebenen Tatsachen eine Grundlage suchen wird.

Meine Auffassung von dieser Frage wird von Vejdovsky mit den folgenden Worten »frei« wiedergegeben (S. 29):

»Nach Bonnevie ist die Entwicklung der Chromosomen unabhängig von den übrigen Kernkomponenten. Der Kernsaft und das achromatische Lininsubstrat der Chromosomen sollen durch bloße Imbibition zustande kommen. Hiermit stellt sich Bonnevie in schroffen Gegensatz zu der bisherigen allgemein geteilten Annahme, nach welcher die achromatische Substanz oder das Linin das eigentliche Substrat des Chromatins bildet, welches letztere ununterbrochen von Generation auf Generation als die identische Substanz übertragen wird«.

Der letzte Teil dieser Aussage ist richtig; ich habe in meiner Arbeit (1908, S. 504) ausdrücklich betont, daß in den von mir untersuchten Objekten »die Kontinuität der Chromosomen durch ihre chromatische Substanz bewahrt wird, während die achromatische Substanz zwischen je zwei Chromosomengenerationen zugrunde geht«, — sowie auch, daß meine Resultate mich zu der »Achromatinerhaltungshypothese« in Gegensatz stellen.

Der erste Teil dagegen stimmt mit meiner eignen Darstellung nur schlecht überein. — Ich habe ebensowenig gesagt, daß die Chromosomen von den übrigen Kernkomponenten »unabhängig« seien, als daß (siehe oben S. 438) »dieselbe chromatische Substanz von Zelle auf Zelle übertragen« werde. — Im Gegenteil — ich habe (1908, S. 506) ausdrücklich betont, daß die Chromosomensubstanz innerhalb jeder Generation wahrscheinlich in steter Veränderung begriffen ist, und daß zwischen achromatischer und chromatischer Substanz der jungen Chromosomen ein Austausch stattfindet, wodurch die »oberflächliche Chromatinsubstanz aus dem Kernsaft Stoffe aufgenommen haben mag, die für ihre weitere Entwicklung von Bedeutung sind.«

Obgleich ich aber die Chromatinsubstanz weder für »unverändert« noch für von den übrigen Substanzen »unabhängig« halte, so muß ich doch immer noch die Kontinuität der nacheinander folgenden Chromosomengenerationen als wesentlich an diese Substanz gebunden betrachten.

Es läßt sich ja nämlich in einer Reihe verschiedener Objekte die chromatische Substanz der Chromosomen kontinuierlich verfolgen, indem sie von der oberflächlichen Schicht der alten Chromosomen durch

den Spiralfaden auf das Kernnetz und von diesem wieder auf das junge Prophasenchromosom kontinuierlich übergeführt wird. Die achromatische Substanz der alten Chromosomen dagegen schwindet, indem sie in den Kernsaft übergeht, um erst im neuen Chromosom wieder herausdifferenziert zu werden.

Obgleich VEJDOVSKY theoretisch von meiner Auffassung Abstand nimmt, scheint es doch aus seiner Beschreibung hervorzugehen, daß auch mit Bezug auf diese Frage unsre Beobachtungen in den Hauptpunkten übereinstimmen.

Wie schon oben zitiert wurde, beginnt das junge Chromosom seine Existenz mit der Bildung eines Spiralfadens an der Oberfläche des alten Chromosoms; dieser Spiralfaden ist aber auch von VEJDOVSKY als rein chromatisch wahrgenommen worden, — was für ihn ein Grund gewesen ist, den Faden nicht sogleich als »Chromosom«, sondern nur als »Chromonema« zu bezeichnen (1912, S. 15).

Mit Bezug auf die Lininsubstanz findet man bei VEJDOVSKY auch folgendes (S. 19):

»Das interessante Ergebnis der Untersuchung ist nun dieses, daß das Linin des Zellkernes nicht als selbständige Substanz präformiert ist, sondern aus dem chromatischen Spiralfaden des Mutterchromosoms herausdifferenziert wird[1]). Es bildet sich aus dem letzteren ein achromatisches Lininsubstrat, in welchem der Überrest des nicht differenzierten Chromatins in der Gestalt von isolierten Körnchen oder Chromomeren eingelagert ist«.

Und weiter beschreibt VEJDOVSKY, wie auf Grundlage der zuerst isolierten Chromatinkörnchen (»Chromomeren« oder auch »Chromiolen« genannt) das Chromonema des neuen Chromosoms wieder hergestellt wird. Die Chromiolen werden (S. 132) als »Centren für die Chromatinbildung« aufgefaßt, indem (S. 131) »dieinder Kernruhe nur in Anlagen vorhandene Chromatinsubstanz« sich während der Prophase »dermaßen vermehrt, daß sie schließlich das achromatische Lininsubstrat« verdeckt.

Die kontinuierliche Existenz der Chromatinsubstanz ist also sowohl von mir als von VEJDOVSKY in einer Reihe verschiedener Objekte nachgewiesen worden. — Inweweit an deren Seite auch die achromatische Substanz in allen Stadien existiert, ist eine Frage, deren Beantwortung zurzeit wohl nicht innerhalb des Rahmens direkter Beobachtung liegt.

Mit Bezug auf die fundamentalen Tatsachen, die für unsre Betrach-

---

[1]) Von mir gesperrt.

tung der Nacheinanderfolge der Chromosomengenerationen und damit auch der Individualität der Chromosomen zugrunde liegen, kann ich nach dem obigen den von Vejdovsky postulierten »schroffen« Widerspruch« unserer Resultate nicht anerkennen. Im Gegenteil, ich sehe in seinen Befunden eine erfreuliche Bestätigung und Erweiterung auf neue Objekte meiner eignen früher gewonnenen Resultate.

Wenn wir aber jetzt zu einer Betrachtung gewisser Einzelheiten unsrer Resultate übergehen, dann werden wir wohl auch auf Unterschiede stoßen, die sich zum Teil erst durch erneute Untersuchungen beseitigen lassen werden.

Vejdovsky hat in seiner letzten Arbeit (1912, S. 26) die von uns beiden gewonnenen, aber unter sich abweichenden Resultate in die folgenden drei Punkte zusammengefaßt:

»Der erste Punkt, in welchem unsre Ergebnisse auseinandergehen, betrifft die Entstehung des Kernnetzes, welches sich nach Bonnevie aus den Chromatinfäden bildet, die »endogen« in den alten Chromosomen entstehen.

Zweitens geht Kr. Bonnevie, wie ursprünglich Boveri, von dem Standpunkt aus, daß ein wesentlicher morphologischer Unterschied zwischen den Enden und den mittleren Teilen der (*Ascaris*-)Chromosomen besteht und daß sich dieser Gegensatz auch in den Kernfortsätzen einerseits und dem centralen Kernteile anderseits geltend macht.

Und schließlich ergibt sich der Unterschied zwischen unsrer gegenseitigen Anschauung über die Herkunft des Kernsaftes, welchen Bonnevie als eine Ansammlung einer hyalinen Flüssigkeit von außen um die mittleren Teile der Chromosomen auffaßt.«

Unter diesen Punkten möchte ich hier zuerst den zweiten, der in Wirklichkeit nur auf einem Mißverständnis meiner Darstellung beruht, diskutieren.

Nie habe ich einen wesentlichen Gegensatz zwischen den Enden und den mittleren Teilen der *Ascaris*-Chromosomen vorausgesetzt und ebensowenig beschrieben. — Zwar zeigen sich während der Mitose in der Form des Querschnittes dieser Chromosomenteile gewisse Unterschiede, die zum Teil wohl mit der Befestigung von Spindelfasern nur an dem mittleren Teil der Chromosomen in Zusammenhang stehen; und zwar habe ich in meiner Darstellung beide Chromosomenabschnitte getrennt behandelt. — Ein einfaches Durchlesen meiner Darstellung wird doch genügen, um über die Ursache dieser Behandlungsweise ins reine zu kommen.

Es war mir (1908) bei meiner Darstellung der bis dahin unbekannten Genese junger Chromosomen sehr darum zu tun, nur das zu beschreiben, was ich in meinen Präparaten auch wirklich gesehen hatte.

Nachdem ich die Bildung einer erhabenen spiralig verlaufenden Leiste der Chromosomenenden von *Ascaris* beschrieben habe, bin ich daher in folgender Weise weiter gegangen (1908, S. 472):

»Eine ähnliche, annähernd quergestreifte Oberflächenstruktur läßt sich stellenweise auch an den mittleren Teilen der Chromosomen nachweisen«. — »Die dichte Lagerung der Chromatinfädchen, die sich hier in mehreren Schichten überdecken, macht jedoch eine genaue Analyse der mittleren Teile der Chromosomen außerordentlich schwierig; ihr Verhalten während der Kernperiode wird im folgenden daher auch nur in großen Zügen behandelt werden können, während die frei herabhängenden Enden der Chromosomen für eine mehr detaillierte Untersuchung zugänglich sind«[1].

Textfig. 1.



Später, am Ende meiner Beschreibung der Kernstrukturen in *Ascaris*, habe ich dann meine Auffassung von dem Verhältnis zwischen den Enden und den mittleren Teilen der Chromosomen in den folgenden Worten ausgedrückt (1908, S. 477):

»Das feinere Verhalten der im centralen Teile des Kernes gelegenen Chromosomenabschnitte ließ sich in *Ascaris* nicht verfolgen. Die Frage läßt sich daher noch nicht sicher beantworten, ob auch in den mittleren Chromosomenabschnitten die gleiche innere Umbildung stattfindet wie in den Chromosomenenden. — Die völlige Übereinstimmung der mittleren Chromosomenteile mit den Endstücken bei ihrem Wiedererscheinen in der Prophase scheint jedoch darauf hinzudeuten, daß sie auch eine ähnliche Entwicklung durchlaufen haben«[1].

---

[1]) Hier gesperrt.

Diese Äußerungen sollten meiner Meinung nach genügen, um zu zeigen, daß ich zwischen den Enden und den mittleren Teilen der *Ascaris*-Chromosomen keinen wesentlichen Gegensatz vorausgesetzt habe.

Jetzt kann ich aber auch meine eigne, frühere Untersuchung insofern erweitern, als ich in der in Textfig. 1 *a* u. *b* abgebildeten Kernanlage einen Fall gefunden habe, in dem sich die mittleren Chromosomenabschnitte zum Teil analysieren ließen. — Eine Analyse solcher dicht gedrängten Chromatinfädchen ist natürlich nicht leicht, und eine korrekte zeichnerische Wiedergabe des gesamten Bildes ist mit noch größeren Schwierigkeiten verbunden. — Doch lassen sich hier bei verschiedener Einstellung des Mikroskopes längere Strecken der alten Chromosomen auch im mittleren Teil der Kernanlage mit Sicherheit erkennen, — und zwar sieht man, ebenso wie an den Chromosomenenden aus jedem alten Chromosom einen langen, dünnen, spiralig oder zickzackförmig gebogenen Chromatinfaden herausdifferenziert. Diese »Verjüngung« ist an den mittleren Teilen weiter vorgeschritten als an den Enden der Chromosomen.

Wir gehen dann wieder zu dem ersten von Vejdovsky erwähnten Unterschied zwischen unsern Resultaten zurück, der neben einem formellen auch wirklich einen reellen Dissens enthält.

Die formelle Frage gilt meiner Anwendung des Wortes »endogen«, um die Entstehung des oberflächlich gelegenen Spiralfadens der Chromosomen zu bezeichnen. — Vejdovsky scheint eine solche Anwendung des Wortes unberechtigt zu finden. Ohne in eine philologische Diskussion über die ursprüngliche Anwendung des Wortes eintreten zu wollen, werde ich mich hier mit der Konstatierung begnügen, daß ich das Wort »endogen« in demselben Sinne benutzt habe, wie Häcker (1905) in seiner »Successionshypothese«. — In einem auch in meiner Arbeit (1908, S. 505) angeführten Satz heißt es dort, daß in vielen Fällen »die neuen Chromosomen endogen, d. h. innerhalb der alten Kernterritorien« entstehen. —

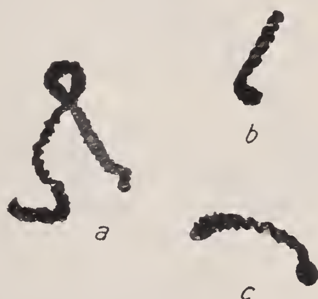
Diese Definition von Häcker habe ich so verstanden, daß »innerhalb« hier nicht »im centralen Teil«, sondern nur »binnen den Grenzen« der alten Territorien bedeutet.

Wenn ich daher (1908, S. 484) von den »in den alten Chromosomen endogen entstandenen Chromatinspiralen« gesprochen habe, so möchte ich, wie aus meiner ganzen Darstellung klar hervorgeht, damit betont haben, daß die alten Chromosomen aus eignem Material und innerhalb ihrer eignen Grenzen der folgenden Chromosomengeneration Ursprung gegeben haben.

Ein reeller Unterschied zwischen VEJDOVSKYS Resultaten und den meinigen ist in unsern verschiedenen Auffassungen der Spiralfädchen[1]) zum Ausdruck gekommen. Ich habe (1908) die Spiralfäden als temporäre Bildungen betrachtet, die während der Telophase als Einleitung einer Verjüngung der Chromosomen zum Vorschein treten, während VEJDOVSKY in der Spirale oder dem »Chromonema« eine selbständige und auf allen Stadien existierende Komponente der Chromosomen erblickt. Er hat nämlich nicht nur während der Telophase, sondern auch in den Chromosomen der Prophase die Existenz eines Spiralfadens nachweisen können — und glaubt noch in der Metaphase seine Existenz behaupten zu dürfen, obgleich er sie da nicht wahrnehmen konnte. —

Wir werden im folgenden das Verhalten der Chromosomen während dieser beiden Phasen der Mitose etwas näher betrachten.

Textfig. 2.



Prophase. In betreff der Chromatinstrukturen in den Vorkernen von *Asc. megalocephala* weichen, wie schon oben erwähnt, die Resultate von VEJDOVSKY ganz beträchtlich von den meinigen ab, indem ich (1908) eine vorübergehende Längsspaltung der Chromatinfädchen in der frühen Prophase beschrieben habe, während VEJDOVSKY (1912) in meinen Abbildungen, wie in seinen eignen Präparaten, nur den Ausdruck einer Spiralfadenbildung, derjenigen der Telophase entsprechend, erblickt.

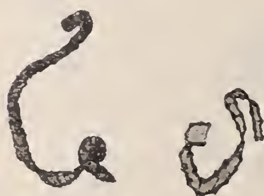
Zum Teil muß ich hier VEJDOVSKY recht geben. — Die Spiralstrukturen treten zwar in meinen Präparaten in den Vorkernen lange nicht so deutlich hervor, wie in der Telophase der ersten Furchungsteilungen. Doch habe ich jetzt, nach erneuter Untersuchung dieser Stadien, wirk-

[1]) Mit Recht hat mir VEJDOVSKY (S. 7) den Vorwurf gemacht, ich habe BARANECKYS (1880) Beobachtungen über Spiralstrukturen der Chromosomen nicht in Betracht genommen. — Zu meiner Entschuldigung möchte ich jedoch anführen, daß eine vollständige Literaturübersicht auch damals nicht in meinem Plan miteingefaßt war. Ich wollte nur durch Literaturangaben klar demonstrieren, daß die Existenz eines Spiralfadens an der Oberfläche der Chromosomen schon von früheren Forschern konstatiert worden sei und wahrscheinlich eine weite Verbreitung habe. — Was ich in meinen Objekten überdies nachweisen konnte, war die Beteiligung dieses Fadens an der Bildung des Kernnetzes und seine weitere Entwicklung zum neuen Chromosom der zunächstfolgenden Mitose.

lich auch einzelne Bilder gefunden (Textfig. 2), die unzweifelhafte Spiralwindungen an den Chromatinfädchen zeigen. Mit Kenntnis der Existenz solcher Bildungen auch während der Prophase, muß ich dann weiter zugeben, daß vielleicht auch gewisse andre Bilder, in denen ich eine Längsspaltung der Chromatinfädchen gesehen habe, als mehr oder weniger verschwommene Spiralfädchen zu deuten seien. — Die mir zugänglichen Präparate würden aber allein nicht genügen, um ein häufiges oder sogar stetes Auftreten solcher Spiralstrukturen in der Prophase festzustellen.

Ebenso sicher als das stellenweise Vorkommen von Spiralwindungen ist aber auch die Tatsache, daß nicht alle eigentümlichen Chromatinstrukturen der Vorkerne nur als Zeichen einer Spiralwindung sich deuten lassen. Es gibt unzweifelhaft in meinen Präparaten auch Bilder wie die schon früher (1908, Fig. 4) von mir beschriebenen, in welchen die Chromatinfädchen aus zwei chromatischen Strängen, die durch eine flächenhaft ausgebreitete achromatische Substanz verbunden sind, bestehen (Textfig. 3).

Textfig. 3.



Die bandförmige Natur dieser Fädchen geht besonders klar an ihren Umbiegungsstellen hervor, indem hier der eine Chromatinstrang von dem andern nicht selten überkreuzt wird und so Bilder geben mag, die durch die Existenz eines Spiralfädchens nicht erklärt werden können. — Wie schon in meiner früheren Arbeit erwähnt, glaube ich in diesen Bildern keine naturgetreuen Wiedergaben der lebenden Chromatinfädchen zu sehen, sondern nur durch die Fixation hervorgebrachte Kontraktionszustände; sie treten aber verhältnismäßig so oft und in so typischer Entwicklung zum Vorschein, daß sie wahrscheinlich für einen bestimmten, für die lebenden Chromatinfädchen charakteristischen Spannungszustand Ausdruck geben.

Wie vorsichtig man in der Beurteilung solcher Bilder sein muß, geht übrigens aus Vejdovskys eigner Arbeit aufs klarste hervor. — Unter seinen Abbildungen finden wir eine ganze Reihe von *Decticus*-Spermatocyten, deren Chromatinstrukturen von der in meiner Fig. 4 (1908) abgebildeten nicht wesentlich verschieden scheinen, indem sie aus zwei parallelen, längsverlaufenden unter sich durch Querbrücken verbundenen Chromatinsträngen oder Körnchenreihen bestehen. Während aber Vejdovsky in betreff meiner Abbildung ohne weiteres die zwei chromatischen Längsleisten als (S. 22) »optische Durchschnitte der Spiralwindungen, die in der Gestalt von Querstreifen leicht erkenntlich sind« betrachtet, so finden wir für seine eignen Abbildungen neben dieser auch

eine Reihe andrer Deutungen, bei welchen auf das Fehlen oder Vorhandensein von Linin zwischen den Chromatinsträngen großes Gewicht gelegt worden ist. (Siehe z. B. Fig. 76, 79, 99, 101.)

Die Bilder werden als Ausdruck der Existenz eines Spiralfadens (Fig. 76), oder als »Verschmelzung beider kopulierten Autosomen« (Fig. 99), als Mixochromosomen, die »aus einem gemeinsamen Lininstabe und brückenartig verschmolzenen Chromatinknötchen bestehen« (Fig. 101), oder endlich als »in Längsspaltung begriffene« oder »bereits längsgespaltene« Mixochromosomen (Fig. 79) aufgefaßt.

Dies alles mag in Anbetracht der betreffenden Stadien und der benutzten Färbemethoden vielleicht berechtigt sein. Ich wünsche jedenfalls hier, ohne die von VEJDOVSKY untersuchten Objekte selbst studiert zu haben, kein Urteil darüber auszusprechen. — Es beweist aber auch, wie sehr vorsichtig man in der Beurteilung solcher Bilder sein muß, und daß die selben Formationen, die einmal für eine Spiralfadenbildung Ausdruck geben, ein andres Mal auch durch andre Kräfte hervorgebracht werden können.

Wenn aber auch nicht alle Chromatinstrukturen der Vorkerne von *Asc. megalocephala* durch die Existenz eines die Chromosomen umhüllenden Spiralfadens erklärt werden können, so halte ich es doch durch VEJDOVSKY für sichergestellt, daß nicht nur in der Telophase, sondern auch in der Prophase die Chromosomen von einem oberflächlich verlaufenden, chromatischen Spiralfaden umgeben sein können.

Metaphase. Wir gehen jetzt zu der weiteren Frage über, ob, wie VEJDOVSKY zu meinen scheint, Grund genug vorliegt, um auch in Stadien und in Objekten, wo der Spiralfaden nicht nachgewiesen werden kann, dennoch seine Existenz vorauszusetzen. — Diese Frage wird besonders für die Metaphase Geltung haben, wo ich in den von mir untersuchten Objekten die centrale achromatische Substanz der Chromosomen von einer einheitlichen chromatischen Oberflächenschicht umgeben gefunden habe, während VEJDOVSKY die Existenz eines zwar nicht nachweisbaren[1]) Spiralfadens auch auf diesem Stadium voraussetzt.

Ich habe jetzt diese Frage durch eingehende Untersuchung von Chromosomenlängsschnitten zu entscheiden versucht, mit dem Resultat, daß ich hier immer noch meine frühere Deutung festhalten muß.

Daß die Chromosomen in der Metaphase von einer dichten chromatischen Oberflächenschicht überzogen sind, geht aus meinen Präparaten ohne jeden Zweifel hervor. — Die Frage ist nur, ob diese Oberflächen-

---

[1]) Siehe oben S. 436—437.

schicht trotz ihrer anscheinenden Einheitlichkeit in Wirklichkeit jedoch aus dicht zusammengelagerten Spiralwindungen bestehen sollte. — Meine Präparate zeigen aber auch nicht die geringste Spur von einer solchen Zusammensetzung der Chromatinschicht.

Beim Anblick ganzer Chromosomen oder Längsschnitte derselben wird man zwar sehr oft Unebenheiten der Oberfläche wahrnehmen, die wohl im ersten Augenblick als der Ausdruck dicht gelagerter Spiralwindungen aufgefaßt werden könnten. — Bilder wie Textfig. 4, von denen zahlreiche demonstriert werden könnten, beweisen aber, daß auch eine andre Deutung nicht nur möglich ist, sondern sogar viel näher liegt als die Annahme der Spiralwindungen, — diejenige nämlich, daß die von den Zugfasern in Angriff genommene Oberfläche des Chromosoms durch rein mechanischen Zug in kleine Zapfen ausgezogen worden ist.

Textfig. 4.



Besonders möchte ich aber hier auf das Aussehen schräg getroffener Längsschnitte der *Ascaris*-Chromosomen aufmerksam machen (Textfig. 5—6). — Wenn dichtgelagerte Spiralwindungen in diesen Chromosomen überhaupt nachweisbar wären, dann müßten sie an der immer dünner werdenden, schrägen Schnittfläche der Chromatinschicht als eine mehr oder weniger deutliche Querstreifung notwendigerweise zum Vorschein treten.

Es läßt sich aber nicht die geringste Spur solcher Querstreifen nachweisen. Die tiefschwarze Chromatinschicht wird an der Schnittfläche nach und nach dünner und schwindet zuletzt vollständig; sie bleibt aber, solange sie noch sichtbar ist, völlig einheitlich.

Ein in der Metaphase existierender Spiralfaden läßt sich also, was auch von Vejdovsky zugegeben wird, morphologisch nicht nachweisen. — Die Existenz eines solchen Fadens könnte aber vielleicht für das Verständnis der Bilder andrer Stadien als eine notwendige Voraussetzung erscheinen, und die Annahme daher berechtigt sein, daß die in der Prophase wahrgenommenen Strukturen, wenn auch verborgen, doch bis auf das Stadium ihres Wiedererscheinens in der Telophase persistieren könnten.

Eine solche Voraussetzung ist aber meiner Meinung nach nicht notwendig. Im Gegenteil, sie steht mit wohlbekannten Teilungserscheinungen in direktem Streit und legt für das Verständnis der Längsteilung der Chromosomen erhebliche Schwierigkeiten in den Weg.

Das Persistieren selbständiger, aber dicht gelagerter Spiralwindungen oder Ringe an der Oberfläche teilungsreifer Chromosomen läßt sich ja nämlich nur unter Voraussetzung einer gewissen Starrheit der Chromatinsubstanz denken; sonst würden die einander berührenden Ringe notwendigerweise zusammenfließen und so eine zusammenhängende Oberflächenschicht bilden. — Die Wirkung der Zugfaser (Textfig. 4) an der Chromosomenoberfläche zeigt aber, daß dieselbe nicht starr ist, sondern daß ihre Substanz als eine zähe Flüssigkeit in kürzere oder längere Zapfen ausgezogen werden kann.

Wenn aber die Spiralwindungen oder die daraus gebildeten Ringe der »Chromonemen« auch wirklich bis zur Metaphase existieren sollten, so würden eben dadurch unsre Vorstellungen über die Längsteilung der

Textfig. 5.



a *b*

Chromosomen sehr beträchtlich kompliziert werden müssen. — Wie wäre dann nämlich das Verhältnis zwischen der einen, das ungeteilte Chromosom umschlingenden Spirale und den beiden später in den Tochterchromosomen zutage tretenden Fädchen zu verstehen? — Es wird nicht der ursprüngliche Spiralfaden, sondern das ganze von diesem Faden umschlossene Chromosom der Länge nach geteilt; die »Tochterchromonemen« sollten also nicht durch Längsspaltung, sondern durch eine vielfach wiederholte Querteilung des vor der Teilung existierenden Chromonema entstanden sein, indem jede Spiralwindung desselben durch eine Längsteilung des ganzen Chromosoms in zwei Halbringe zerlegt werden muß. Erst nach vollendeter Teilung sollten dann nach Vejdovsky diese starren Halbringe jedes Tochterchromosoms zu einem zusammenhängenden, ganz regelmäßig verlaufenden Spiralfaden, einem neuen Chromonema, verschmelzen. — Wie dies geschehe, und wodurch verhindert werde, daß bei der Abrundung des Querschnittes der Tochter-

chromosomen einzelne Halbringe zu Ringen anstatt zu Spiralwindungen verschmelzen sollten, dies bliebe dann noch eine ganz offene Frage.

Ich habe weder in der Literatur noch in meinen eignen Präparaten irgendetwas gefunden, was darauf deuten könnte, daß die in den Chromosomen nachweisbare Oberflächenschicht im Teilungsaugenblick in Wirklichkeit aus getrennten, wenn auch sehr dicht gelagerten Spiralwindungen bestehen sollte. — Es stimmt mit den vorliegenden Beobachtungen viel besser überein, das sich teilende Chromosom als ein Ganzes zu betrachten, das aus zwei Substanzen, einem centralen achromatischen Substrat und einer oberflächlichen chromatischen Schicht, zusammengesetzt ist.

Wie läßt sich aber unter einer solchen Annahme das Auftreten des Spiralfadens in der Prophase verstehen? —

Obgleich ich bei meiner ersten Untersuchung (1908) auf dieses Auftreten nicht aufmerksam geworden bin, so sehe ich doch darin nichts, was gegen meine schon damals gewonnene Auffassung der Chromosomen streitet.

Zwar läßt sich für das Hervortreten eines chromatischen Spiralfadens an der Oberfläche der Tochterchromosomen in der Telophase zurzeit keine endgültige Erklärung geben. Wir wissen nicht, welche Kräfte wirksam sind, um diese Erscheinung hervorzurufen. — Daß aber während dieser Zeit gewisse innere Kräfte der Chromosomen ihre Wirksamkeit üben, wird wohl von jedem, der die Existenz eines Spiralfadens und die Auflösung der achromatischen Substanz anerkennt, auch ohne weiteres zugegeben werden müssen.

Ich habe (1908a) die ersten nachweisbaren Wirkungen dieser Kräfte als eine Tendenz der Chromosomen zu spiraliger Drehung um ihre eigne Achse[1]) und zur Ansammlung ihrer chromatischen Substanz an einer dadurch gebildeten erhabenen Leiste der Oberfläche, bezeichnet. — Dieser Ausdruck mag sich im Lichte späterer

[1]) Neben dieser, sozusagen, inneren Spiraldrehung der Chromosomen um die eigne Achse, habe ich auch mehrmals eine äußere, spiralige Aufrollung des ganzen Chromosoms erwähnt und abgebildet. — Wahrscheinlich habe ich mich mit Bezug auf diese verschiedenen Spiraldrehungen nicht ganz klar ausgedrückt; jedenfalls ist meine Beschreibung wiederholt in der Richtung mißverstanden worden, daß nicht nur die »innere«, sondern auch die »äußere« Spiraldrehung der Chromosomen für ihre Verjüngung Bedeutung haben sollte. — Dies ist aber nie meine Meinung gewesen.

Der Unterschied zwischen beiden Drehungen mit Bezug auf diesen Punkt läßt sich vielleicht am besten so ausdrücken, daß die »innere« Spiraldrehung die folgende Verjüngung vorbereitet, während die »äußere« noch als eine Nachwirkung der vorhergehenden aufgefaßt werden muß.

Forschungsresultate als zutreffend erweisen, oder er mag verbessert werden; es liegt darin nur eine Bezeichnung der direkt wahrnehmbaren Erscheinungen, kein Versuch, die im Innern der Chromosomen wirksamen Kräfte endgültig zu erklären.

Welche aber auch diese Kräfte sind, so darf man wohl annehmen, daß sie nicht plötzlich in den Tochterchromosomen niedergelegt werden, sondern daß sie entweder permanent den Chromosomen eigen sind, oder daß ihre Aktivierung doch während der Prophase nach und nach vorbereitet wird.

Dann läßt sich aber auch sehr wohl denken, daß in einer ungewöhnlich lange dauernden Prophase — wie sie eben in den Vorkernen und in den Spermato- bzw. Oocyten vorkommt, — diese Kräfte schon vorzeitig ihre Wirkung üben und so den Chromosomen der Prophase das für die Tochterchromosomen der Telophase charakteristische Aussehen vorübergehend verleihen könnten; — bald würden sie dann aber vor den die Chromosomenteilung dominierenden Kräften zurücktreten müssen, um erst in den beiden Tochterchromosomen mit voller Wirkung aktiviert zu werden.

Im Anschluß an die obige Besprechung der Oberflächenstruktur der Chromosomen möchte ich hier noch eine centrale Struktur derselben, nämlich die Chromosomenachse zum zweiten Mal berühren. —

Meine schon früher (1908 a) über diese Struktur publizierten Resultate erwarten immer noch ihre Bestätigung; zuweilen bin ich auch selbst versucht gewesen, meine eignen Befunde über diese winzigen Strukturen für zweifelhaft anzusehen. — Ich habe daher jetzt in den betreffenden Präparaten alle quer- oder längsangeschnittenen Chromosomen der Äquatorialplatten mit Rücksicht auf ihre inneren Strukturen wiederum genau untersucht, und zwar mit dem Resultat, daß ich meine früheren Beobachtungen über die Existenz einer Chromosomenachse vollauf aufrecht erhalten muß; nur ist in einzelnen meiner früher veröffentlichten Querschnittbildern (z. B. Fig. 8) der Achsenquerschnitt etwas zu groß ausgefallen.

In Textfig. 5—7 sind eine Anzahl Chromosomen oder Chromosomengruppen abgebildet, die über die inneren Strukturen der Metaphasenchromosomen gute Auskunft geben.

Erstens wird in diesen Bildern, besonders in den längs angeschnittenen Chromosomen, ihr Aufbau von zwei verschiedenen Substanzen, einer inneren achromatischen und einer äußeren chromatischen, über jeden Zweifel erhoben. — Ich möchte hier ausdrücklich darauf aufmerksam machen,

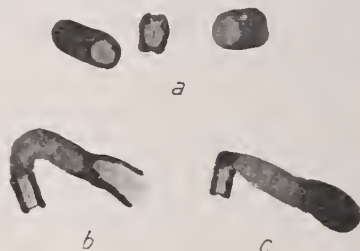
daß der Farbenunterschied beider Substanzen in meinen Abbildungen keineswegs größer ist, als in den benutzten Präparaten, aber auch daß ich in andern Präparaten trotz vieler Mühe eine so distinkte Differenzierung der Eisenhämatoxylinfärbung nicht erreicht habe.

Zweitens sieht man aber auch längs der Mitte des Chromosoms eine sehr feine, aber doch sicher nachweisbare Achse verlaufen, die etwas dunkler gefärbt ist als die achromatische Substanz, obwohl lange nicht so dunkel als die chromatische Oberfläche der Chromosomen. — Von Bildern, wie die in Fig. 5 und 6 dargestellten, habe ich so viele gefunden, daß eine Erklärung derselben als durch zufällige Farbenniederschläge oder andre Fehlerquellen entstanden, ganz ausgeschlossen scheint. — Ich muß daher nach erneuter Prüfung meiner Präparate die Existenz einer, vielleicht nur bei sehr günstiger Färbung der Präparate sichtbaren Achse in den *Ascaris*-Chromosomen zum zweiten Mal feststellen.

Textfig. 6.



Textfig. 7.



Über die Bedeutung der Achse, sowie über die Frage, ob die Achse mit oder sogar vor dem Chromosom geteilt wird, oder ob vielleicht für die beiden Tochterchromosomen Achsen neu gebildet werden, lassen sich wohl zurzeit nur Vermutungen aussprechen, — und ebenso auch in betreff der Deutung der übrigen von mir (1908) abgebildeten und beschriebenen Querschnittstrukturen der *Ascaris*-Chromosomen. — Die Richtigkeit der Bilder kann ich, so weit sie aus den mir jetzt zugänglichen Präparaten genommen sind, wiederum bestätigen; doch läßt sich wohl kaum entscheiden, ob die verschiedenen Strukturen in eine kontinuierliche Serie von Umbildungen des Chromosomenquerschnittes hineingehören, oder ob sie in den verschiedenen Stadien der Chromosomenspaltung auch teilweise nebeneinander vorkommen können.

Zuletzt möchte ich doch hier wieder auf eine Struktur der Chromosomenquerschnitte aufmerksam machen, die besonders häufig und sowohl vor wie nach der Teilung in meinen Präparaten vorkommt. — Es ist dies eine, in meiner früheren Arbeit (1908, Fig. 15, 20, 22) schon

abgebildete, mehr oder weniger deutlich ausgesprochene Verteilung der chromatischen Oberflächenschicht auf zwei parallelen Flächen, die zur Teilungsrichtung des Chromosoms senkrecht stehen (Textfig. 7 *b*—*c*).

Über die Bedeutung dieser eigentümlichen Struktur möchte ich hier noch keine Meinung aussprechen. Sie mag eine rein physische Erklärung finden, oder für innere Eigenschaften der Chromosomen Ausdruck geben; die Stellung der beiden chromatischen Schichten senkrecht zum Teilungsplan beweist aber, daß sie in die sich annähernde Teilung der Chromosomen als Glied nicht hineingehören kann.

Vejdovsky, der, wie oben schon erwähnt, die Chromatinspiralen als selbständige und permanente Bestandteile der Chromosomen ansieht, hat auch von ihrem ganzen Lebenslauf eine eingehende Beschreibung geliefert.

Aus dem in den Tochterchromosomen zum Vorschein tretenden, anscheinend rein chromatischen Chromonema wird noch vor der Kernnetzbildung ein achromatisches Lininsubstrat gebildet, während der Überrest des nicht differenzierten Chromatins in der Gestalt von isolierten Körnchen oder Chromomeren in demselben eingelagert bleibt (Vejdovsky 1912, S. 19). — Mit dem Beginn der »Anachromase« nehmen diese Körnchen »an Chromaticität und Größe« zu, und »die früher unbedeutenden und an der Lininsubstanz unregelmäßig verstreuten Chromatinkörner werden infolge der Kontraktion des Substrates dermaßen zusammengeschoben, daß sie sich bald gegenseitig berühren, und dem nachfolgenden Chromosomenstadium eine perlschnurartige Gestalt[1]) verleihen« (S. 131). — »Bei der rascheren Vermehrung der ‚chromatischen Substanz‘ ist« dann weiter »deren spiralige Anordnung[1]) an der achromatischen Lininachse erklärlich, namentlich wenn sich die letztere infolge der Kontraktion verkürzt und verdickt. Dann aber müssen die äußeren Spiraltouren allmählich so dicht zusammengeschoben werden, daß die äußere Substanz als zu einer einheitlichen chromatischen Schicht[1]) verschmolzen erscheint und die Chromosomen als aus einer homogenen Masse zu bestehen scheinen« (S. 132). — »Die zuletzt besprochene Struktur der ‚reifen‘ Chromosomen ist die einzig geeignete, die Substanzen durch Längsspaltung gleichmäßig an die Tochterchromosomen zu übertragen. Darin liegt auch die Bedeutung der besprochenen Struktur, die sich während der ganzen Prophase nur zu diesem Zwecke

---

[1]) Hier gesperrt.

vorbereitet, um mit der eingetretenen Metaphase die Längshälften der Chromosomen an die Tochterelemente zu verteilen« (S. 132).

Obwohl ich alle die hier von Vejdovsky besprochenen Chromatinformationen aus eigener Erfahrung kenne, kann ich doch seiner Auffassung der Chromonemenentwicklung nicht beitreten. — Den körnigen Zerfall der Chromatinsubstanz während der »Kernruhe«, sowie die perlschnurartige Gestalt der Chromosomen in der Prophase muß ich immer noch als Wirkungen der Fixation und nicht als Glieder einer normalen Entwicklungsreihe der Chromatinsubstanz betrachten. — Ich habe die Chromatinkörnchen wohl auch in manchen meiner eignen Präparate vorgefunden; und dann auch in meinen Zeichnungen möglichst naturgetreu wiedergeben; doch kommen sie in meinen besten Präparaten gar nicht oder nur ausnahmsweise vor. Diese Tatsache und außerdem noch die, auch von Vejdovsky erwähnte, unregelmäßige Lagerung und variierende Größe der Körnchen sind meine wesentlichsten Gründe, um den körnigen Zerfall der Chromatinsubstanz als ein Kunstprodukt aufzufassen.

Es erübrigt jetzt nur noch, den letzten von Vejdovsky erwähnten Punkt, in dem unsere Resultate auseinanderweichen, mit einigen Worten zu besprechen. — Es gilt dies der Frage nach der Herkunft des Kernsaftes.

Mir scheint jedoch dieser Punkt insoweit nur von untergeordnetem Interesse zu sein, als es sich hier nur um eine Differenz unserer persönlichen Auffassungen handelt, während das von uns beiden hervorgelegte Tatsachenmaterial sich als völlig übereinstimmend, oder sich gegenseitig komplettierend erwiesen hat. — Auch unsre Auffassungen scheinen sich jetzt etwas näher zu stehen als zuvor, obwohl immer noch zwischen beiden eine beträchtliche Kluft existiert.

Ich bin in einer früheren Arbeit (1908b) dem von Vejdovsky (1907) ausgesprochenen Satz entgegengetreten, daß es (S. 59) »ausschließlich das Linin des Mutterkernes ist«[1]), das sich durch das Aufquellen zur Grundsubstanz des Kernes oder zum Kernsaft umwandelt, indem ich (S. 268) hervorgehoben habe, daß die in vielen Objekten »im Verhältnis zur Kerngröße winzig kleine Menge achromatischer Substanz« der Chromosomen »doch wohl nur durch Flüssigkeitsaufnahme von außen her so riesig aufquellen« könne, und daß »der Kernsaft des sich entwickelnden Kernes« — »daher auch unter der Voraussetzung Vej-

[1]) Hier gesperrt.

DOVSKYS wesentlich nicht aus den Chromosomen selbst, sondern aus ihren Umgebungen herstamme«.

Jetzt schreibt aber auch VEJDOVSKY (1912, S. 128): »Das Lininsubstrat kann selbstverständlich nicht das gesamte Kernenchylem produzieren[1]), es persistiert als solches überhaupt nicht, sondern wird eben zum Kernsafte, wenn es sich mit Zellflüssigkeit imbibiert[1]), die letztere assimiliert und sich infolgedessen als Kernenchylem vermehrt«.

Wenn die Meinung von VEJDOVSKY in dieser Weise ausgesprochen wird, dann habe ich nicht viel mehr dagegen einzuwenden. — Es steht jetzt also fest, daß der Kernsaft nicht ausschließlich von den Chromosomen, sondern auch von der aus dem Cytoplasma angezogenen Flüssigkeit gebildet wird, — und die Frage bliebe nur noch zu erledigen, ob die gesamte Flüssigkeitsmenge, ehe sie in Kernsaft umgebildet wird, das Chromosom, so zu sagen, passieren und von demselben assimiliert werden muß, — oder ob ein größerer oder geringerer Teil derselben, auch ohne einen Chromosomenkörper passiert zu haben, an der Kernsaftbildung teilnehmen kann.

Endgültig läßt sich diese Frage wohl kaum entscheiden. Man kann es dem zwischen den mehr oder weniger deutlich nachweisbaren Chromosomen oder Chromosomenresten befindlichen Kernsaft nicht ansehen, ob er schon früher von einem Chromosom assimiliert gewesen ist, — und es wird zuletzt nur eine Frage der rein persönlichen Auffassung von Verhältnissen, die unsrer direkten Beobachtung entzogen sind.

Es braucht ja hier auch kein »entweder — oder« zu existieren; beide. Vorgänge können sicherlich nebeneinander bei der Kernbildung wirksam sein. Das für die betreffende Art charakteristische Verhältnis zwischen Kern- und Chromosomengröße mag zum Teil dafür entscheidend sein, ob die für die Auflösung der achromatischen Chromosomensubstanz nötige Menge von Zellflüssigkeit auch für die Erreichung der charakteristischen Kerngröße genügt. Wenn dies nicht der Fall ist, dann könnte die übrige Flüssigkeitsmenge wohl auch, ohne die Chromosomenkörper zu passieren, direkt aus dem Cytoplasma herangezogen werden.

Auch die Lage der Chromosomen während der Telophase wird wahrscheinlich für die Art der Kernbildung von Bedeutung sein. — Wenn (wie z. B. in *Ascaris*) ganze Chromosomen oder Teile derselben in diesem Stadium noch allseitig von Cytoplasma umgeben sind, dann ist auch die Möglichkeit vorhanden, die für die Umbildung des Chromosoms

---

[1]) Hier gesperrt.

nötige Flüssigkeitsmenge direkt, d. h. ohne vorausgegangene Ansammlung derselben, aus dem Cytoplasma aufzunehmen. — Wenn aber in andern Objekten (z. B. *Allium*) sämtliche Chromosomen vor der Kernbildung zu einem dichten Knäuel zusammengelagert werden, wobei die im Innern liegenden Chromosomen von jeder Berührung mit dem Cytoplasma ausgeschlossen werden, dann wird es auch nötig sein, daß zuerst von außen her eine genügende Flüssigkeitsmenge angezogen wird, um auch diese Chromosomen zu umspülen, ehe in jedem einzelnen Chromosom die Aufquellung der achromatischen Substanz eingeleitet werden kann.

Nach meinen Erfahrungen an verschiedenen Objekten kann ich daher dem Modus der Kernbildung keine wesentliche Bedeutung beilegen, sondern ich glaube, daß er in jedem einzelnen Objekt von der relativen Kerngröße und von der für die Art charakteristischen Lage der Chromosomen im Verhältnis zum Cytoplasma bestimmt wird.

Im Juli 1912.

Post-Scriptum.

Soeben sind im »Archiv für Zellforschung« zwei Abhandlungen erschienen, die ich nur noch mit einigen Worten berühren möchte.

Fr. Alverdes (1912), der die Kerne in den Speicheldrüsen der *Chironomus*-Larve untersuchte, hat für dies Objekt gefunden, daß in den Kernfäden (S. 200) »bei ganz jungen und bei alten Larven Scheiben vorhanden sind, während auf einem mittleren Stadium eine Doppelspirale vorliegt«. — »Die Übergänge von einem dieser Zustände in den andern« konnte er »Schritt für Schritt verfolgen«. Auf Grundlage dieser Untersuchungen schließt er sich Schneiders Ansicht an, daß auch in den von mir untersuchten Objekten die Chromosomen »aus deutlichen Doppelspiralen« bestehen.

Indem ich auf die Anmerkung S. 437 dieser Abhandlung hinweise, möchte ich hier nur noch bemerken, daß die Verhältnisse der Kernfäden in den Speicheldrüsen der *Chironomus*-Larve wohl an sich sehr interessant sind, daß sie mir aber zu eigenartig scheinen, um als geeignete Grundlage genereller Schlüsse dienen zu können.

H. Lundegårdh (1912) hat unter andern pflanzlichen Objekten auch das von mir benutzte, *Allium cepa*, untersucht. — In betreff der Spiralfadenbildung der Chromosomen dieses Objektes hat er »niemals etwas Ähnliches«, wie ich beschrieben und abgebildet habe, gesehen.

Er schließt daraus, daß (S. 223) meine Figuren der betreffenden Stadien »allzu schematisiert« seien, — daß meine Auffassung (S. 250) »auf groben Täuschungen beruhen« muß, usw.

Solchen Aussagen gegenüber möchte ich hervorheben, nicht nur, daß meine Befunde einer Spiralstruktur der Chromosomen von verschiedenen Seiten und auf verschiedenen Objekten schon bestätigt worden sind, sondern auch daß meine Präparate der betreffenden Stadien neben meinen Originalabbildungen derselben schon mehrmals andern Cytologen demonstriert worden sind, — so vor allen Herrn Professor E. B. Wilson, in dessen Laboratorium meine Untersuchung angefangen wurde, und weiter auch den Mitgliedern des »Siebenten Internationalen Zoologenkongresses« zu Boston 1907 und der »Biologischen Gesellschaft« Kristiania 1908.

Die negativen Resultate von Herrn Lundegårdh möchten vielleicht in der von ihm selbst hervorgehobenen Tatsache eine Erklärung finden, daß in seinen Präparaten, selbst den besten, die Fixierung eine »nicht unbedeutende Alteration« hervorgebracht habe. »Das Caryotin weist im Leben eine sehr zierliche Anordnung auf, während es in fixiertem Zustande ziemlich verworren erscheint« (Lundegårdh 1912, S. 246). — Es wird dann auch nicht überraschen, daß die sehr feinen Spiralstrukturen der Chromosomen von ihm nicht erkannt werden konnten.

Kristiania, im Januar 1913.

Literatur.

Alverdes, Fr. 1912. Die Kerne in den Speicheldrüsen der Chironomuslarve. Arch. f. Zellf. Bd. IX.

Bonnevie, K. 1908a. Chromosomenstudien. I. Chromosomen von Ascaris, Allium und Amphiuma. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1908b. Chromosomenstudien. II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

Boveri, Th. 1907. Zellenstudien. H. 6. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes. Jen. Zeitschr. Bd. XLIII.

Lundegårdh, H. 1912. Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. IX.

Schneider, K. C. 1910. Histologische Mitteilungen. III. Chromosomengenese. Festschrift f. R. Hertwig. Bd. I.

Vejdovsky, F. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag.

—— 1912. Zum Problem der Vererbungsträger. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag.

Sulla importanza dei condriosomi nella genesi delle miofibrille.

Per

Emerico Luna.

Aiuto e Professore incaricato di Istologia generale.

(Dall' Istituto di Anatomia umana normale della R. Università di Palermo, Direttore Prof. R. Versari.)

Con 18 Figure nel Testo.

Nelle ricerche, che formano l'oggetto della presente nota, mi son proposto di stabilire se realmente, come è stato recentemente affermato da Benda, Meves, Schockaert e Duesberg, i condriosomi prendono parte alla formazione delle miofibrille.

Nonostante le ricerche di questi Aa. il problema non si può ancora considerare come definitivamente risolto, tanto è vero che successivi osservatori hanno creduto di dover sollevare dei dubbi sul valore da attribuire ai condriosomi nella genesi delle miofibrille. D'altro lato è di grande importanza la soluzione esatta e definitiva di tale quistione, perchè essa si ricollega ad un problema più complesso e più generale, riguardante la compartecipazione dei condriosomi nei processi di differenziazione cellulare in genere, sulla quale partecipazione non tutti gli Aa. sono di accordo. Ricordo in proposito la interessante nota critica del Levi, il quale recentemente, attenendosi rigorosamente alla teoria del Meves sulla trasmissione dei caratteri ereditari da parte dei condriosomi, negò a questi ultimi ogni intervento diretto nei processi di differenziazione cellulare.

Com'è noto, la teoria più accreditata sulla origine delle miofibrille è quella della fibrillogenesi, per la quale le miofibrille sono considerate come la trasformazione di granuli o bastoncini contenuti nel protoplasma

del mioblasta. Questa teoria è sostenuta da Bardeen, Godlewski, Heidenhain, Marceau, Mlodowska, Schlater, Altmann, Benda, Meves, Schockaert, Duesberg etc. Alcuni fra questi Autori ritengono che le miofibrille facciano la loro prima apparizione come granuli, che in seguito si dispongono in serie e si riuniscono in filamenti (Altmann, Godlewski, Mlodowska, Schlater, Schockaert), altri invece ritengono che le miofibrille siano rappresentate nel loro inizio da filamenti (Marceau, Meves, Duesberg), siano essi omogenei o granulosi.

Fra gli Autori ricordati, tutti sostenitori delle teoria della fibrillogenesi, solamente Benda, Meves, Schockaert e Duesberg hanno affermato la natura mitocondriale degli organuli destinati a trasformarsi in miofibrille. È stato per il primo il Benda (1899) ad affermare che le miofibrille rappresentano la trasformazione dei mitocondri; questo A. però attribuisce al solo segmento *Q* la natura condriosomica. Meves al contrario ammette che tutta la fibrilla sia di origine condriosomica. Secondo Schockaert le miofibrille si formano nell'interno dei mioblasti a spese degli elementi mitocondriali. Ma le ricerche più complete sull' argomento sono indubbiamente quelle del Duesberg. Questo A. ha studiato nel pollo, col metodo Benda, lo sviluppo delle miofibrille. Egli ha trovato che tutte le cellule del miotomo contengono condriosomi provenienti dagli stadi anteriori. Nelle cellule in via di trasformarsi in mioblasti, i condriosomi si allungano nello stesso tempo che la cellula si allunga: siccome questo allungamento non è regolare, i condriosomi presentano spesso a questo stadio un aspetto varicoso. Accanto a questi si trovano dei condriosomi più corti e più spessi, cioè a dire dei condriosomi che hanno conservato i caratteri primitivi, aggruppati ai poli del nucleo. Lo studio attento di questi primi stadi fa pensare al Duesberg che i lunghi filamenti, primo abbozzo delle miofibrille, si formano per allungamento dei condriosomi, e non per fusione bout à bout, come aveva prima pensato. Più tardi i condriosomi si allungano ancora e finalmente si estendono da una estremità all'altra del mioblasto. I filamenti sono leggermente ondulati, forse per la retrazione dovuta ai reattivi. Restano sempre condriosomi attorno al nucleo, come riserva che si rinnova continuamente e costantemente è utilizzata per la formazione di nuove miofibrille. Allo stadio di fibrilla omogenea segue quello di fibrilla moniliforme, e cioè appare lungo la fibrilla una prima serie di piccoli rigonfiamenti, situati a distanze eguali, i quali col metodo Benda conservano la tinta violetta dei condriosomi, mentre la fibrilla che li riunisce prende una tinta tra il violetto ed il bruno di alizarina. Fra questi primi rigonfiamenti, che crescono rapidamente in volume e sono destinati a tras-

formarsi nei dischi Q, si formano nuovi rigonfiamenti, collocati ognuno a metà di distanza tra due dei precedenti; essi si colorano pure in violetto ed appiattendosi in senso trasversale, si trasformano nell'elemento Z. Duesberg ammette, come risulta da questa descrizione, che l'apparizione dell'elemento Z è precoce, fatto questo che è negato da molti osservatori.

Studiando lo sviluppo delle miofibrille nel cuore di pollo, l'A. è venuto egualmente alla conclusione che esse si originano dai condriosomi originari.

Nelle fibre muscolari cardiache ed in quelle della muscolatura volontaria allo stadio adulto restano sempre dei granuli o corti bastoncini, che si colorano in violetto col Benda, accumulati attorno al nucleo ed in forma di striscie fra le fibrille. A questi granuli che corrispondono, secondo l'A., ai granuli interstiziali di Kölliker, ai sarcosomi di Retzius, ai plasmosomi di Arnold, ai mitocondri descritti da Regaud, egli attribuisce una natura mitocondriale; essi sarebbero condriosomi che non hanno trovato impiego nella formazione delle miofibrille.

Regaud e Favre hanno studiato i mitocondri nelle fibre muscolari cardiache e nei muscoli volontari: questi Aa. negano alla sostanza contrattile la natura mitocondriale, e descrivono invece come mitocondri delle formazioni situate tra le colonne muscolari ed attorno al nucleo. Essi hanno riscontrato nelle sezioni longitudinali di fibre muscolari di lingua di coniglio, fissate in estensione, tra le colonnette muscolari, abbondanti filamenti e granellini; i primi sono più abbondanti dei secondi, rettilinei o flessuosi, ed hanno lunghezza variabile, oltrepassando alle volte la lunghezza di un segmento contrattile di Renaut. Filamenti e granuli sono più abbondanti attorno al nucleo. In alcune fibre i filamenti ed i granuli sono regolarmente disposti allo stesso livello in tutta la larghezza della fibra, in modo da dare l'impressione di una striatura trasversale paragonabile alla striatura della sostanza contrattile. Secondo Regaud e Favre queste formazioni corrispondono ai granuli interstiziali di Kölliker, ai sarcosomi di Retzius, ai granuli sarcoplasmici di Holmgren etc., e fanno probabilmente parte delle formazioni reticolari descritte nel protoplasma intercolonnare delle fibre muscolari striate. La loro disposizione morfologica poi, le reazioni impiegate, non lasciano alcun dubbio che appartengono al gruppo dei mitocondri di Benda: essi hanno una funzione trofica, e cioè portano i materiali nutritizi necessari alla vita del muscolo. Regaud ha anche studiato i mitocondri della fibra cardiaca, ed ha trovato che essi sono situati attorno al nucleo ed anche negli intervalli delle colonnette contrattili. Nel cane è caratteristica la regolarità che essi assumono nella loro disposizione: sono cioè disposti in serie longitudinali,

ed in ogni serie i pezzi consecutivi, equidistanti ed eguali, sono separati da intervalli incolori che corrispondono esattemente ai dischi sottili delle colonnette contrattili vicine.

Come risulta da quanto procede, si ha a prima vista contraddizione tra i reperti ottenuti da REGAUD e quelli ottenuti dal DUESBERG, in quanto che REGAUD attribuisce la natura mitocondriale solo alle formazioni perinucleari ed intercolonnari, negandola alla sostanza contrattile, mentre per DUESBERG quest'ultima è anch'essa di natura mitocondriale. La contraddizione è solo apparente: REGAUD si è limitato di fatti ad uno studio istologico e quindi ha dovuto negare alla sostanza contrattile la natura mitocondriale, mentre DUESBERG, con ricerche istogenetiche, è stato condotto ad affermare che le miofibrille sono una derivazione dei condrioconti embrionali.

Le presenza di un apparato mitocondriale rappresentato da granuli e brevi bastoncini perinucleari, e quella di un apparato reticolare interno è stata da me messa in evidenza col metodo GOLGI nelle fibre muscolari cardiache di cavia.

Fra gli Autori che più di recente si sono interessati dei rapporti tra condriosomi e miofibrille, ricordo quanto riferisce HEIDENHAIN e quanto ha recentemente scritto il LEVI.

HEIDENHAIN così scrive: »Was die weitere Entwicklung der Chondriosomen anlangt, so mag es sein, daß aus ihnen einige Differenzierungen des adulten Körpers hervorgehen. Doch wäre der betreffende Nachweis durch die fortlaufende Seriierung der Strukturbilder zu geben; die Farbenreaktion in allgemeinen halte ich nicht für beweiskräftig. Nach meinem Urteile genügen auch für die Muskelfibrillen die bisherigen Darlegungen von MEVES und DUESBERG nicht.«

Il LEVI, che ha studiato attentamente nei diversi tessuti il problema della differenziazione cellulare, negando in tale processo l'intervento del condrioma, dice nondimeno che sull' importanza dei condriosomi nella formazione delle miofibrille non è riuscito a formarsi una convinzione sicura. Così: «Il punto che nuove e più estese ricerche dovranno stabilire, è la parte che spetta ai condriosomi nella differenziazione delle miofibrille. Io ho osservato che i condriosomi persistono in numero grandissimo in forma di filamenti fittamente aggrovigliati anche dopo la comparsa di miofibrille trasversalmente striate nei mioblasti; ed in periodi inoltrati dello sviluppo una trasformazione di condriosomi in miofibrille non avviene più certamente, bensi queste si formano, come DUESBERG stesso riconosce, per divisione longitudinale di miofibrille preesistenti. Perciò, pure ammettendo una trasformazione di condriosomi in miofibrille, la quale ripeto

fino ad oggi non è chiaramente dimostrata, questa deve avvenire in misura limitata ed i condriosomi debbono persistere in gran numero lungo tempo dopo la comparsa delle prime miofibrille.«

Un problema così importante, merita, come dice bene il Levi, di essere attentamente studiato; si è per questo che io, approfittando di una collezione embriologica completa di *Bufo vulgaris*, preparata per lo studio dello sviluppo del condrioma nei tessuti degli anfibi, ho voluto interessarmi dei rapporti tra condriomi e miofibrille, tanto più che ho avuto dei reperti i quali tolgono, a parer mio, ogni dubbio sulla importanza dei condriosomi nella fibrillogenesi.

Ricerche personali.

I metodi da me adoperati sono stati diversi. In qualche caso mi son servito del metodo Benda onde ottenere dei preparati di controllo: in altri casi ho trattato le larve di *Bufo* col metodo consigliato da Rubashkin, fissando nel liquido di Maximow, senza però ottenere buoni risultati. Prevalentemente mi son servito del metodo del Regaud, con qualche leggera modificazione. Esporrò dettagliatamente detto metodo:

Uova, piccole larve e segmenti di grosse larve di *Bufo vulg.* vengono immersi per 3 giorni in una soluzione così composta:

Bicr. di potassa al 3% . .	cc. 20
Formalina	cc. 4
Acido acetico gocce . . .	1—2,

avendo cura di cambiare il liquido al secondo giorno. Indi cromizzazione per 10 giorni in una soluzione di bicromato potassico al 3%, rinnovando ogni tre giorni il liquido. Successivamente lavaggio per 24 ore in acqua corrente ed inclusione in paraffina. Le sezioni, di μ 4—5, sono incollate col metodo di Henneguy; indi, dopo i comuni passaggi, si mordenzano per 24 ore in una soluzione di allume di ferro al 4%, tenuta ad una temperatura di circa 35°: in seguito breve lavaggio in acqua distillata, e colorazione per 24 ore in una soluzione di ematossilina, formata al momento da una parte di ematossilina alcolica matura al 10% e da nove parti di acqua distillata. Indi breve lavaggio in acqua di fonte e differenziazione in allume di ferro al 1%: acqua di fonte per 30°, serie ascendente degli alcool, xilolo, balsamo. Per diverse ragioni ho scelto il *Bufo* come animale da studio. Le particolarità citologiche, com'è noto, sono negli anfibi molto più evidenti che in altri animali: ciò non pertanto l'animale fino ad oggi prediletto per lo studio dei condriosomi è stato il pollo. Questa

predilezione, che anch'io del resto trovo giustificata per la grande chiarezza dei condriosomi nelle cellule degli embrioni di pollo, ha fatto trascurare gli altri animali, sicchè io ho voluto studiare le possibili diversità nel modo di comportarsi dei condriosomi di *Bufo* nei processi di differenziazione cellulare. Di più, scegliendo gli anfibi come materiale da studio, si ha il vantaggio di poterne studiare tutte le fasi embriologiche, sia per la facilità di ricavare da un acquario uova e larve, e sia perchè lo sviluppo di questi animali è molto lento. Ho dovuto però superare una grave difficoltà, e cioè l'enorme quantità di pigmento contenuto nelle cellule dei vari tessuti e che disturba in modo notevole l'osservazione. Ho cercato ricorrere ai più comuni metodi di depigmentazione, ma essi non permettevano l'ulteriore colorazione dei mitocondri. Dopo lunghi tentativi son riuscito ad ottenere ottimi risultati, depigmentando col metodo Alfieri opportunamente modificato. Piccoli segmenti di larve, uova etc., trattati precedentemente col metodo riferito nelle pagine precedenti, sono immersi, dopo la cromizzazione ed il successivo lavaggio in acqua, in una soluzione di permanganato di potassio al $2^0/_{00}$. Dopo 4—6 ore vengono immerse in una soluzione di acido ossalico al $^1/_3{}^0/_0$, e qui si mantengono per un tempo che varia dai 15′ ai 30′. Questi passaggi sono fatti alternativamente per 24 ore, avendo cura di cambiare ogni volta i liquidi, dopo di che i pezzi, depigmentati, si lavano in acqua e si includono.

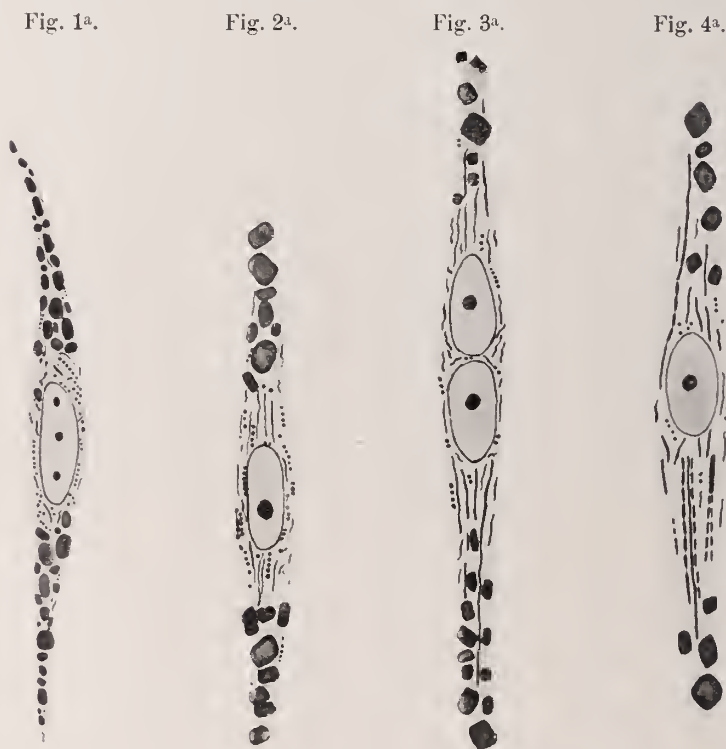
Questo metodo, oltre a dare una completa depigmentazione, ha il vantaggio di rendere molto più costante ed elettiva la colorazione dei mitocondri, sicchè spessissimo mi è occorso, specialmente in larve molto piccole, di avere con esso una eccellente colorazione dei mitocondri, mentre in larve dello stesso stadio, trattate col Regaud classico o con le modificazioni di me consigliate, non ottenevo se non una pallida ed incerta colorazione di mitocondri.

Un dubbio restava in ultimo ad eliminare e cioè che venisse colorato con l'ematossilina lo stroma dei granuli pigmentati (qualora esso esistesse), così come è riuscito a Busacca, trattando col metodo da me consigliato, la coroide di alcuni volatili; accurate ricerche però mi hanno portato alla conclusione che con il metodo soprariferito non si colorano affatto, negli elementi cellulari delle larve degli anfibi, i granuli depigmentati. Di ciò mi son convinto, studiando specialmente le cellule dell'ectoderma, nelle quali la distribuzione del pigmento è così tipica che riesce facile stabilire come i granuli colorati con la ematossilina non siano affatto granuli-stroma del pigmento. Per quanto riguarda lo studio del condrioma dei muscoli, aggiungerò che a completare le mie ricerche, ho trattato con

i metodi pei mitocondri anche piccoli segmenti di fasci muscolari volontari e di cuori adulti sia di *Bufo* che di altri animali, come cane, coniglio, *Lacerta muralis, Testudo graeca* . . .

Esporrò brevemente i risultati ottenuti.

Per lo studio della genesi delle miofibrille ho preso in esame i mioblasti dei miotomi che danno origine ai muscoli del tronco.



Tutte le figure furono disegnate, a mezzo della camera chiara di Abbe (Modello Zeiss), da preparati trattati col metodo Regaud.

Fig. 1—4. Mioblasti di larve piccolissime di *Bufo*. Oc. 3, Ob. 1/12. imm.

In una larva lunga pochissimi mm., nella quale i miotomi sono appena formati, le cellule di questi ultimi si presentano allungate nel senso della lunghezza della larva (Fig. 1), e contengono, oltre al nucleo centrale, tre specie di inclusioni: granuli di pigmento, piastrine di vitello e condriosomi. Questi ultimi, come anche il pigmento, sono situati specialmente nel protoplasma perinucleare; essi si presentano in forma di piccoli granuli, sparsi senza alcun ordine nel protoplasma, o disposti a catenelle; oppure hanno la forma di bastoncini o filamenti più o meno lunghi

e tortuosi, lisci o con rigonfiamenti moniliformi lungo il loro percorso. Granuli e filamenti condriosomici si possono anche trovare, sebbene in numero molto limitato, nel protoplasma degli estremi del fuso mioblastico, in mezzo ai dischetti di vitello.

Il pigmento è costituito da piccoli, numerosi granuli, i quali mascherano i condriosomi, sicchè, per riconoscere bene questi ultimi, è necessario ricorrere alla depigmentazione.

In una larva fissata il giorno dopo di quella descritta, l'esame dei vari miotomi ci permette lo studio dell'ulteriore differenziazione dei mioblasti. Com'è noto, lo sviluppo della muscolatura del tronco procede craniocaudalmente, sicchè in una stessa larva si riscontrano segmenti muscolari craniali più sviluppati e segmenti caudali con sviluppo rudimentale. Nei mioblasti delle parti caudali, nella larva anzidetta, si hanno le stesse particolarità ricordate nella larva precedente, e cioè granuli di pigmento, vitello e condriosomi in forma di granuli, o di bastoncini o di filamenti. Procedendo più cranialmente, si vedono i condriosomi allungarsi in filamenti più o meno lunghi (fig. 2), con decorso parallelo all'asse del mioblasto; altri condriosomi conservano la forma granulare, a granuli isolati o, più frequentemente, a corona da rosario. Il pigmento ed il vitello diminuscono intanto di quantità.

Nei miotomi più craniali queste particolarità si rendono più evidenti: I filamenti mitocondriali si allungano sempre più, fino ad estendersi da un polo nucleare all'estremo corrispondente del mioblasto (fig. 3); solamente pochi condriosomi hanno conservato la forma granulare e quella di brevi bastoncini; il pigmento è ridotto in volume ed il vitello è in discreta quantità agli estremi dell'elemento cellulare.

Nei miotomi più craniali ancora, i lunghi filamenti acquistano i caratteri di miofibrille rudimentali; in essi cioè si formano ad intervalli regolari degli strozzamenti, sicchè si ha il primo accenno della successione longitudinale di elementi scuri (fig. 4) che sono appunto i dischi anisotropi. È frequente incontrare dei lunghi filamenti condriosomici nei quali un tratto solamente si presenta così differenziato, mentre il resto è ancora uniforme, liscio. Nel citoplasma si vedono inoltre condriosomi in forma di granuli, brevi bastoncini e, più raramente, corone da rosario.

In miotomi ancora più craniali sono più evidenti le particolarità sopraricordate; di più si nota la presenza di condrioconti, più spessi degli altri, i quali verso uno degli estremi si biforcano in due filamenti (fig. 4) più o meno differenziati, cioè lisci o costituiti già dalla successione di dischi oscuri. È questo il primo accenno della divisione longitudinale di fibrille. Accanto a miofibrille così differenziate si notano granuli e fila-

menti condriosomici. In una larva lunga mm. otto i mioblasti sono già abbastanza progrediti nello sviluppo. Scarso è il pigmento ed il deposito di vitello, egualmente scarsi e generalmente limitati al protoplasma perinucleare sono i granuli ed i bastoncini condriosomici, mentre il numero delle miofibrille è molto aumentato, e nuove fibrille si vanno differenziando (fig. 5). Le fibrille adulte formano dei fasci paralleli: ognuna di esse è costituita dalla successione di dischi oscuri e dischi chiari: il disco oscuro non è più rappresentato, come nello stadio precedente, da un bastoncino

Fig. 5a.



Fig. 6a.

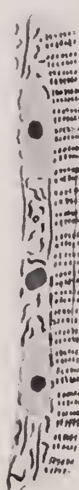


Fig. 5. Fibre muscolari: larva di *Bufo* mm. 8. di lungh. totale. Oc 6 comp. Ob. 1/12 imm.
Fig. 6. Fibre muscolari: larva di *Bufo* luuga mm. 10: Oc. 6 comp. Ob. 1/12 imm.

intensamente colorato, ma da due granellini separati da uno spazio chiaro (linea di Hensen); alle volte i due granellini sono uniti da un tratto di unione cromofilo, e quindi si ha l'aspetto di una 8 in cifra. Le fibrille in via di sviluppo presentano tutti i gradi di passaggio tra la forma di filamenti indifferenziati e le fibrille adulte or ora descritte; si hanno cioè condrioconti, filamenti costituiti dalla successione di segmenti scuri separati da un breve tratto incolore, filamenti spessi con accenno di divisione longitudinale etc.

Nella stessa larva ho notato la presenza di fibrille le quali ad un estremo hanno l'aspetto di filamenti lisci; segue per un altro tratto la successione di segmenti scuri e finalmente all'altro estremo i dischi oscuri sono rappresentati da due puntini o da un 8 cifra; in una stessa fibrilla

quindi si hanno tutti gli stadi di passaggio. In una larva di mm. 10 di lungh. totale si notano, in mezzo a fasci di fibrille differenziate (fig. 6), condriosomi in via di sviluppo, situati specialmente nel sarcoplasma perinucleare e, più precisamente, addossati al fascio di fibrille. I condriosomi, contrariamente a quanto si è visto nello stadio precedente, sono abbondanti e rappresentati prevalentemente da filamenti più o meno brevi e tortuosi e, più raramente, da anelli. Già in questo stadio incomincia ad accennarsi una modificazione delle miofibrille, la quale in una larva di mm. diciassette si rende molto più evidente, e cioè le fibrille adulte si decolorano facilmente, sicchè in mezzo ad esse spiccano per

Fig. 7ª. Fig. 8ª.

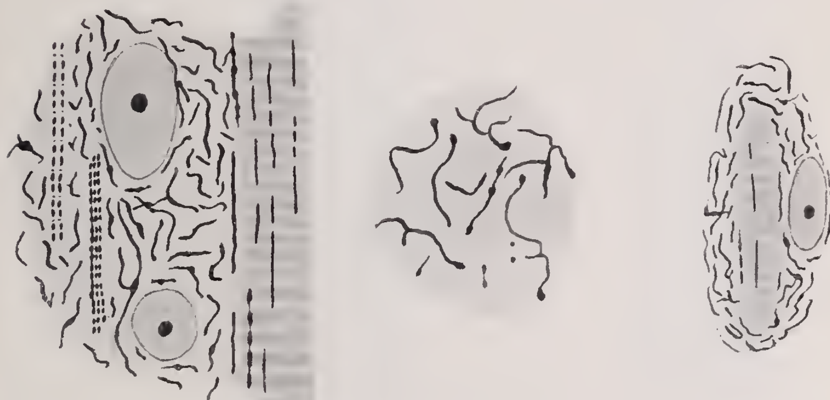


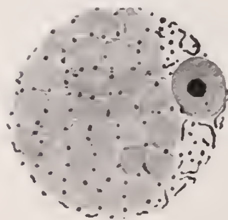
Fig. 7—8. Fibre muscolari: larva di *Bufo* lunga mm. 17; Oc. 6 comp. Ob. 1/12 imm.

la loro intensa colorazione i condriosomi in via di differenziazione miofibrillare, nei vari stadi di sviluppo (fig. 7). In questo stadio si nota in alcune fibrille un' altra particolarità, e cioè nel disco isotropo appare un puntino il quale si colora con l'ematossilina; esso è il primo accenno della linea Z. Questo puntino si conserva anche in preparati ben differenziati. Abbondanti sono i condriosomi, specialmente nel sarcoplasma perinucleare ed in quello che avvolge tutta la fibra (fig. 8). I condriosomi sono a forma di filamenti (si ha anche qualche granulo) più o meno tortuosi, con tratti più ingrossati e gavoccioli terminali; in alcuni casi essi sono ramificati od almeno hanno tale apparenza. La fig. 9 rappresenta la sezione longitudinale e quella trasversale di un fascio muscolare in una larva lunga millimetri ventidue; si hanno qui le particolarità ricordate più sopra. La sezione trasversale mostra che i filamenti colorati

(condrioconti) della sostanza contrattile, ben visibili nella sezione longitudinale, e che qui appaiono come puntini, sono situati nel sarcoplasma che separa le singole colonne.

La fig. 10 rappresenta la sezione longitudinale di un fascio muscolare della coscia di una larva di due centimetri; in essa si vede che i con-

Fig. 9a.



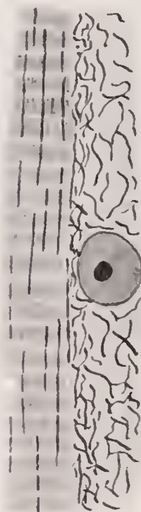


Fig. 10a.





Fig. 9. Fibre musculari: Sezione trasversale e longitudinale, larva di *Bufo* lunga mm. 22; Oc. 6 comp. Ob. 1/12 imm. Fig. 10. Fibre muscolari: *Bufo* di cm. due; muscoli della coscia in estensione. La fibra in basso rappresenta un dettaglio ingrandito. Oc. 6 comp. Ob. 1/12 imm.

driosomi sono situati ai poli del nucleo e tra le fibrille, ove formano o filamenti lunghi, uniformi, o serie longitudinali di bastoncini intensamente colorati.

Per lo studio dell'apparato mitocondriale nei muscoli a completo sviluppo, mi sono servito dei muscoli della coscia di *Bufo* adulto, dei muscoli dell'occhio di *Lacerta* etc. Un piccolo segmento di un muscolo

flessore della coscia è stato fissato in stato di estensione. In una sezione longitudinale esso mostra un apparato mitocondriale situato nel sarcoplasma perinucleare (rappresentato da granuli, bastoncini e filamenti più o meno lunghi) e nel sarcoplasma che delimita le colonne muscolari (fig. 11). Qui il condrioma è rappresentato da filamenti più o meno lunghi, od anche da bastoncini. I filamenti lunghi corrispondono a parecchie case muscolari. I bastoncini corrispondono generalmente ad un disco anisotropo limitrofo, ma possono oltrepassarlo in alto od in basso fino a livello della linea Z; in qualche caso essi non hanno una disposizione regolare, cioè non corrispondono esattamente ad una formazione vicina,

Fig. 11a.

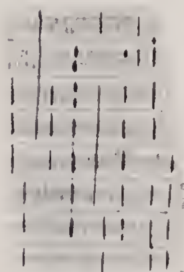


Fig. 12a.



Fig. 13a.

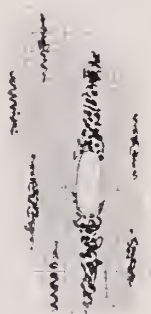


Fig. 11. Sezione longit. di muscolo flessore della coscia di *Bufo* in estensione. Oc. 3 comp. Ob. 1/12 imm.
Fig. 12. Sezione longitud. dei muscoli dell' occhio di *Lacerta muralis*. Oc. 6 comp. Ob. 1/12 imm.
Fig. 13. Sezione longitudinale di fibre muscolari che sono state lasciate libere di accorciarsi. Muscoli dell' occhio di *Lacerta muralis*. Oc. 6 comp. Ob. 1/12 imm.

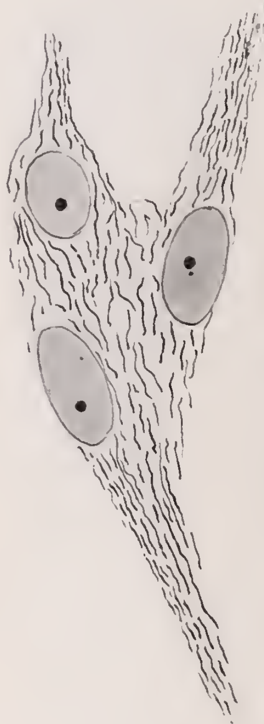
ma ne abbracciano incompletamente diverse. Alle volte i bastoncini, invece di essere rappresentati da un tratto scuro, sono costituiti da due granellini separati da uno spazio chiaro: questo è a livello della stria di Hensen delle fibrille limitrofe. In qualche caso si ha un filamento lungo il quale è costituito da tratti più ispessiti in corrispondenza dei dischi scuri e da tratti filiformi in corrispondenza dei dischi bianchi.

Come risulta da tale descrizione e come è chiaramente riprodotto nella fig. 11, si hanno nei muscoli adulti tutti gli stadi di passaggio tra la forma di lunghi filamenti indifferenziati e quella di filamenti costituiti dalla successione di dischi oscuri e chiari.

Non sempre però si ha il reperto sopraricordato. In altri muscoli o negli stessi muscoli flessori della coscia di un altro animale, ho riscontrato un apparato mitocondriale molto rudimentale.

Nei muscoli fissati in contrazione i condriosomi si dispongono a gruppi sia attorno al nucleo che tra le colonne, ed hanno l'aspetto di mucchi granulosi; però spesso riesce facile riconoscere che si tratta di filamenti i quali hanno assunto un decorso flessuoso per adattarsi allo stato di contrazione del muscolo.

Fig. 14a.



Le fig. 12 e 13 mostrano le sezioni longitudinali dei muscoli dell'occhio di *Lacerta*. Nella prima le fibre sono fissate in estensione ed i condriosomi formano filamenti più o meno lunghi, con rigonfiamenti nodali a livello della linea Z. La fig. 13 rappresenta invece la sezione longitudinale di fibre in contrazione.

Dirò ora brevemente dello sviluppo delle miofibrille nel miocardio di *Bufo v.*

Fig. 15a.



Fig. 16a.



Fig. 14. Segmento del sincizio miocardico n una larva di *Bufo* lunga mm. 17. Oc. 18 comp. Ob. 1/12 imm. Fig. 15—16. Segmenti del sincizio miocardico. Larva di *Bufo* lunga mm. 19. Oc. 6 comp. Ob. 1/12 imm. (ingrandita del doppio.)

Gli elementi del sincizio miocardico contengono nelle prime fasi di sviluppo un condrioma rappresentato da filamenti brevi e tortuosi, i quali tendono a disporsi in fasci più o meno compatti. In stadi più avanzati e fino in larve di diciassette millimetri ho notato gli stessi fatti, e cioè non si hanno ancora fibrille muscolari (fig. 14). Queste si formano più tardi, e la loro prima differenziazione avviene in questo modo: i condrioconti si allungano e formano così fasci di fibrille parallele, più o meno lunghe. Lungo le singole fibrille si formano poi, ad intervalli

regolari, degli strozzamenti (fig. 15), sicchè la fibrilla risulta composta da un certo numero di segmenti scuri uniti tra di loro da tratti più sottili. Alle volte tutto il filamento è così modificato, altre volte invece, come nella fig. 15, un tratto del condrioconto è uniforme, liscio, mentre nel resto si ha la disposizione sopraricordata.

Fig. 17a.



Fig. 18a.

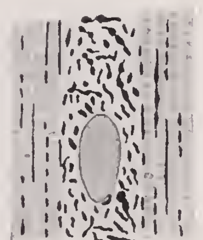


Fig. 17. Segmento del cuore di *Bufo* adulto. Oc. 6 comp. Ob. 1/12 imm. La fibra a destra è un po' ingrandita.) Fig. 18. Sezione del cuore di coniglio. Oc. 5. Ob. 1/12 imm.

A questo stadio segue quello delle fibrille costituite dalla successione di dischi scuri, separati da tratti chiari, i quali corrispondono ai dischi isotropi (fig. 16). In embrioni di questo periodo mi è stato anche facile riconoscere miofibrille cardiache nelle quali il disco oscuro è rappresentato da due granuli, separati da un tratto chiaro (linea di Hensen).

In stadi più avanzati le miofibrille vanno acquistando sempre più i caratteri che essi hanno nell'adulto, e quindi si vede apparire la linea Z. Intanto nuove fibrille, con caratteri giovanili, si formano dai condriosomi filamentosi, i quali aumentano proporzionatamente di numero. In questi

stadi è facile distinguere una miofibrilla adulta da una in via di sviluppo, anche perchè la prima perde la facoltà di tingersi intensamente con l'ematossilina, così come abbiamo visto per la muscolatura volontaria.

Allo stato adulto rimane nella fibra cardiaca un abbondantissimo condrioma. Esso è situato nel fuso protoplasmatico perinucleare, ed è costituito da granuli, filamenti e bastoncini. Ma il condrioma si trova anche negli spazi che separano le colonne muscolari (fig. 17). Esaminando una sezione longitudinale di fibre di cuore adulto in *Bufo*, si vedono negli spazi intercolonnari granuli mitocondriali e condrioconti con forme e disposizioni che ricordano quelle da noi riscontrate nelle fasi di trasformazione dei condriosomi in miofibrille nello stesso muscolo cardiaco.

Identici reperti ho avuto negli altri animali presi in esame. Nel cuore di coniglio adulto (fig. 18) l'apparato mitocondriale è sviluppatissimo sia nel fuso protoplasmatico perinucleare che negli spazi tra le colonne. Nel primo si hanno granuli e condrioconti più o meno tortuosi; negli spazi tra le singole colonne si hanno granuli o bastoncini, o filamenti più o meno lunghi od infine filamenti con strozzamenti ad intervalli regolari e filamenti costituiti dalla successione di dischi scuri.

Riassunto e conclusioni.

Risulta chiaramente da quanto ho esposto nelle pagine precedenti che le miofibrille debbono considerarsi come la trasformazione dei filamenti condriosomici. Nessun dubbio lasciano su questa trasformazione i risultati delle mie ricerche.

Quanto alle modalità di sviluppo delle miofibrille, esse sono nelle linee generali le stesse tanto nel cuore che nei muscoli volontori. Nei mioblasti dei muscoli volontari il condrioma è dapprima rappresentato da granuli isolati o disposti e catena, e da bastoncini, ed in seguito da filamenti più lunghi. È difficile stabilire se la forma bacillare, dalla quale derivano i lunghi filamenti, sia primitiva o se essa sia preceduta dalla forma granulare; data però l'assoluta prevalenza dei granuli nei primitivi mioblasti, è più probabile che i bastoncini derivino dai granuli originali, i quali in seguito si allungano, oppure si dispongono a catena e secondariamente si fondono. I condrioconti, dapprima brevi e di calibro uniforme, in seguito si allungano sempre più; più tardi presentano ad intervalli regolari degli strozzamenti, sicchè risultano costituiti da tanti segmenti egualmente lunghi, i quali rappresentano il primo accenno dei dischi anisotropi. Il tratto chiaro che resta tra i dischi oscuri, e che in seguito si allunga, è il disco isotropo. Negli stadi ulteriori. per lo meno in molti casi, il disco

oscuro non è più rappresentato da un bastoncino intensamente colorato, ma da due granellini separati da uno spazio chiaro (stria di Hensen); alle volte i due bastoncini sono ancora riuniti da un tratto sottile cromolifo ed allora si ha l'aspetto di una 8 in cifra.

Più tardi ancora si nota nelle miofibrille l'accenno della linea *Z* sotto forma di un puntino colorato, situato nel mezzo del disco isotropo. È proprio in questo stadio che le miofibrille perdono la proprietà di colorarsi intensamente con l'ematossilina ferrica, proprietà che conservano i condrioconti ed in genere il condrioma che ancora non ha dato origine a miofibrille.

Sù per giù le stesse particolarità di sviluppo presentano le miofibrille cardiache: è solo da notare che in queste ultime non mi è stato possibile riconoscere una forma iniziale granulare di condrioma. Questo, almeno nelle larve da me esaminate, fa la sua prima apparizione in forma di filamenti.

Le mie ricerche si accordano con quelle di Duesberg, Meves etc. in un punto fondamentale, e cioè la derivazione delle miofibrille da condriosomi; quanto alle modalità di questa derivazione, i mei reperti si allontanano da quelli degli autori ricordati.

Il Duesberg, il quale in realtà è stato il primo a studiare minutamente i rapporti tra condriosomi e miofibrille, insiste sulla precoce apparizione della linea *Z*, che rappresenta, come dimostrano anche le mie ricerche, il prodotto di differenziazione della sostanza della fibrilla omogenea primitiva. L'apparizione precoce dell'elemento *Z* è stata negata da quasi tutti gli Autori che si sono interessati dell'argomento (Godlewski, Marceau, Schlater, Mlodowska); solo Nasse, Heidenhain e più tardi Duesberg hanno constatato che la linea *Z* si forma prestissimo, e Duesberg, insieme con Heidenhain spiega il mancato reperto degli Autori col fatto che nei preparati colorati con l'ematossilina ferrica l'elemento *Z* si decolora facilmente. Io ho potuto constatare che, almeno negli animali da me studiati, l'elemento *Z* si sviluppa molto tardi ed il mancato reperto non è dovuto a decolorazione, perchè in stadi embrionali molto precoci non mi è stato possibile riconoscere l'elemento *Z* anche in preparati poco differenziati, e d'altro lato in stadi più adulti ho visto colorato detto elemento anche in preparati esageratamente differenziati.

Degni di nota sono i reperti riprodotti nelle fig. 4 e 5, e che rappresentano miofibrille in via di sviluppo con accenno di divisione longitudinale. La moltiplicazione delle miofibrille per divisione longitudinale è stata ammessa da Heidenhain, Maurer, Apathy, Marceau etc. Solo Schneider ne ha negato l'esistenza. Duesberg ha cercato invano nelle fibre

embrionarie del sistema volontario immagini di divisione longitudinale: il calibro delle fibrille è stato sempre sensibilmente eguale. Egli pensa che il processo di divisione longitudinale avviene forse più tardi, quando diminisce la riserva dei condriosomi: in tal caso sarebbero le miofibrille a completo sviluppo a dividersi longitudinalmente. Al contrario nel cuore si hanno numerose figure di divisione longitudinale di fibre, forse perchè ciò corrisponde ad un bisogno fisiologico.

Io ho notato con una certa frequenza nei primissimi stadi di sviluppo dei muscoli volontari la divisione longitudinale di condrioconti ed anche di miofibrille appena differenziate, che non hanno cioè ancora perduto la proprietà di elementi mitocondriali. Non ho mai visto questo processo di divisione nelle miofibrille completamente sviluppate o nei mitocondri delle fibre muscolori adulte. Ritornerò più avanti su questo argomento.

Un apparato mitocondriale nelle fibre muscolari adulte è stato recentemente descritto da alcuni autori (Regaud, Regaud e Favre, Luna), in forma di granuli, bastoncini e filamenti. Questi elementi rientrano evidentemente nella grande categoria dei sarcosomi o granuli interstiziali, che son stati l'oggetto di numerose ricerche. Per la completa esposizione bibliografica riguardante i sarcosomi, rimando ai lavori di Henle, Kölliker, Retzius, Bell e specialmente agli ultimi lavori di Holmgren, di Thulin e di Prenant.

Quanto al significato fisiologico di dette formazioni interstiziali, ricordo che ad esse venne da moltissimi autori attribuita una funzione trofica. Kölliker, in un lavoro pubblicato nel 1857 sulla genesi e sul significato fisiologico dei sarcosomi emise l'ipotesi che trovo riportata nel lavoro di Holmgren (1910). »Er meint, daß die Körner durch Zerfall der Fibrillen entstehen könnten, auch daß sie möglicherweise in Entwicklung stehende Fibrillen wären.« Ma più tardi (1888) egli ammise che i granuli »den Sitz der regen chemischen Tätigkeit bei der Muskelarbeit eigentlich darstellen sollen« (Holmgren [1910]).

Più recentemente Regaud ha ammesso che i mitocondri siano i «supports» dei materiali nutritizii, necessari alla vita del muscolo, e Duesberg ha sostenuto che i condriosomi non impiegati nella produzione delle miofibrille rappresentino i plasmosomi di Arnold, i Sarkoplasmakörner di Holmgren e formino un elemento della fibra muscolare che interviene negli scambi nutritivi e nella fissazione delle sostanze di riserva. Gli studi recenti di Holmgren e di Thulin hanno però dimostrato che i sarcosomi o granuli interstiziali hanno una importanza capitale nel fenomeno della contrazione, fornendo alla sostanza fibrillare i materiali neces-

sari che producono l'energia chimica trasformata dal muscolo in energia meccanica, e poi rigenerando la sostanza ceduta. Queste ricerche stabiliscono istologicamente che i granuli interstiziali non stanno immutabili nella cellula muscolare in attività, e cedono alle fibrille delle sostanze che servono per la funzione del muscolo.

Date le ricerche di molti autori che hanno studiato l'argomento profondamente, io credo che non si possa mettere in dubbio la funzione trofica dei sarcosomi, e dato anche il valore delle ricerche di Holmgren si può pensare che essi realmente prendono una parte attivissima nel fenomeno della contrazione; ma d'altro lato i risultati delle mie ricerche mi autorizzano ad avanzare l'ipotesi che oltre a granuli con funzione trofica (secondo il concetto dei classici e secondo quello di Holmgren), si abbiano anche dei sarcosomi (mitocondri) ai quali si deve dare un altro valore funzionale. E del resto, che non tutti i sarcosomi o, meglio, tutte le formazioni che con questo nome sono state descritte nei muscoli, abbiano lo stesso valore è cosa ben nota. Si sa che alcuni solamente dei granuli sarcosomici si sciolgono in acido acetico: alcuni solamente anneriscono con l'acido osmico e, finalmente, che non tutti si colorano con i metodi pei mitocondri (Altmann, Benda, Regaud). Prenant così scrive: «Les études ultérieures qui furent faites sur ces grains établirent qu'on avait rassemblé et confondu, sous le même vocable de grains interstitiels et sous celui de sarcosomes introduit par Retzius et manifestement préférable, deux sortes de corps: d'abord les mitochondries et ensuite diverses enclaves de la cellule musculaire. Arnold (1898) considéra nettement les sarcosomes comme un état précurseur des grains interstitiels. Il est juste de dire que même actuellement le départ entre les deux catégories est difficile à établir et n'est même pas légitime, si l'on admet que les mitochondries deviennent par leur transformation les divers produits de la cellule ou tout au moins sont les plastes qui président à la formation des enclaves«. L'A. si lascia evidentemente guidare dall'idea, non accettata del resto da tutti, della possibile trasformazione dei mitocondri in inclusioni cellulari e questo concetto egli esprime più chiaramente: «les grains interstitiels ou sarcosomes représentent: en partie des plasmosomes, granules ou mitochondries non encore évolués; pour une autre part les mêmes organites transformés en enclaves graisseuses, glycogéniques et autres, comme Arnold (1898) l'a le premier soutenu nettement».

Se diamo uno sguardo alle fig. 7, 8, 9, che rappresentano sezioni di muscolo in via di sviluppo, si nota in mezzo alle fibrille già completamente differenziate la presenza di formazioni mitocondriali che riprodu-

cono le diverse fasi per le quali passano i condrioconti prima della loro differenziazione in miofibrille, e quindi si hanno brevi bastoncini, filamenti più o meno lunghi, uniformi, filamenti con tratti più stretti (corrispondenti ai dischi isotropi delle fibrille limitrofe), serie di bastoncini, ognuno dei quali corrisponde ad un disco anisotropo, od al disco anisotropo ed a parte del disco isotropo, e finalmente coppie di granuli con la stria di Hensen che separa i due granuli delle singole coppie. Si possono ancora trovare filamenti condriosomici nei quali si seguono, in uno stesso filamento, tutte queste immagini.

Tali reperti riguardano, come ho già detto, le fibre muscolari in via di sviluppo, ma possono riscontrarsi anche in muscoli adulti, appartengano essi alla muscolatura volontaria (fig. 11—12) od a quella cardiaca (fig. 17, 18). Qual' è il loro significato? Io credo che si possano avanzare due ipotesi: o i filamenti condriosomici nei muscoli adulti rappresentano fibre arrestate nello sviluppo, e cioè condrioconti i quali nella vita embrionale non si sono trasformati in miofibrille; oppure essi rappresentano miofibrille in via di sviluppo, e cioè condrioconti i quali stanno per trasformarsi in miofibrille.

Secondo quest'ultima ipotesi, che a me pare la più accettabile, i condriosomi delle fibre muscolari adulte si debbono considerare come un materiale di riserva, destinato a produrre nuove fibrille. E questo spiega quanto io ho notato a proposito della divisione longitudinale delle miofibrille: tale divisione manca nelle fibrille adulte e nei mitocondri delle fibrille adulte, appunto perchè alla neoproduzione delle miofibrille provvede la riserva mitocondriale.

Se nuove ricerche, specialmente sperimentali, dimostreranno la verità di questa ipotesi, sarà facile spiegarci molti fatti che riguardano la biologia del tessuto muscolare. Com'è noto, esiste una ipertrofia fisiologica dei muscoli volontari secondaria a lavoro esagerato; si tratta in questo caso tanto di una ipertrofia vera e propria, quanto di una iperplasia della fibra striata «dont le sarcoplasma plus actif produit, ou a produit pendant un certain temps, des fibrilles striées en plus grand nombre qu'il ne s'en détruisait par l'usure physiologique» (Durante). Tale iperplasia si spiegherebbe facilmente con l'entrata in attività dei condrioconti di riserva, i quali potrebbero anche intervenire nei processi di rigenerazione muscolare. Ricordo in proposito le interessanti ricerche di Galeotti e Levi i quali hanno osservato che nel processo di rigenerazione si differenziano in seno al sarcoplasma fibrille omogenee, le quali in seguito diventano fibrille adulte, con tutti i loro attributi. In tutti questi casi di ipertrofia fisiologica, di rigenerazione e di vera iper-

plasia in processi patologici è generalmente riconosciuto che l'elemento veramente produttivo è il sarcoplasma (DURANTE). Ora ammettendo che nel sarcoplasma siano contenuti elementi di riserva, rappresentati da granuli mitocondriali e condrioconti, riesce facile comprendere come entrando essi in attività, forniscano l'elemento primo ed essenziale per la formazione di nuove fibrille.

Il processo di neoproduzione fibrillare nei muscoli adulti sarebbe quindi, nelle sue linee generali, la ripetizione del processo formativo delle miofibrille nei mioblasti originari.

Palermo, Agosto 1912.

Bibliografia.

APATHY. Kontraktile und leitende Primitivfibrille. Mitt. der Zool. Station zu Neapel. 1892.

—— Über die Muskelfasern von Ascaris usw. Zeitschr. f. wiss. Mikr. 1893.

ALTMANN. Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.

BENDA. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. der phys. Gesellschaft zu Berlin. 1898—99.

—— Die Mitochondria. Ergebnisse der Anat. u. Entwickl. Bd. XII. 1903.

BARDEEN. The Development of the musculature in the bodywall of the pig etc. John Hopking Hospital Reports. Vol. IX. 1900.

BUSACCA. Sulla fine struttura della coroide: Ricerche fatte nel Laboratorio di Anat. di Roma etc. 1912.

BELL. The Interstitial Granules of Striated Muscle etc. Intern. Monatschr. f. Anat. u. Phys. 1911.

DUESBERG. Über Chondriosomen und ihre Verwendung zu Myofibrillen beim Hühnerembryo. Verh. d. Anat. Gesellsch. Gießen 1909.

—— Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet, et leur rôle dans la genèse des myofibrilles. Arch. f. Zellf. 1910.

DURANTE, Anatomie pathologique des muscles. Histologie pathologique e CORNIL e RANVIER, 1902.

GALEOTTI e LEVI. Beitr. z. Kenntnis der Regeneration der quergestreiften Muskelfasern. ZIEGLERS Beitr. 1893.

GODLEWSKI. Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. 1902.

HEIDENHAIN. Struktur der contractilen Materie. Ergeb. d. Anat. u. Entwickl. 1899.

—— Über die Struktur des menschlichen Herzens. An. Anz. Bd. XX. 1901.

—— Plasma und Zelle. 1911.

HOLMGREN. Untersuchungen über die morphologisch nachweisbaren stofflichen Umsetzungen der quergestreiften Muskelfasern. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. LXXX. 1910.

HENLE. Allgemeine Anatomie. 1841.

Kölliker. Einige Bemerkungen über die Endigungen der Hautnerven und der Bau der Muskeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. 1857.

— Über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. Sitzungsber. d. Würzb. Phys. med. Gesellschaft. 1888.

Levi. Sulla presunta partecipazione dei condriosomi alla differenziazione cellulare. Arch. di Anat. e di Embriol. 1911.

Luna. Sulla fine struttura della fibra muscolare cardiaca. Arch. f. Zellf. Bd. VI. 1911.

Meves. Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. An. Anz. Bd. XXXI. 1907.

— Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXII. 1908.

— Über Neubildung quergestreifter Muskelfasern nach Beobachtungen am Hühnerembryo. An. Anz. 1909.

Marceau. Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques. Bibl. Anat. T. X. 1912.

Mlodowska. Zur Histogenese der Skeletmuskeln. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. 1908.

Maurer. Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclosteen und höheren Wirbeltieren. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894.

Nasse. Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskelsubstanz. Leipzig 1882.

Prenant. Problèmes cytologiques généraux soulevés par l'étude des cellules musculaires. Journ. de l'Anat. et de la Physiologie. Nr. 6. 1911.

Regaud. Sur les mitochondries des fibres musculaires du cœur. C. R. Acad. Sc. 1909.

Regaud et Favre. Granulations interstitielles et mitochondries des fibres musculaires striées. C. R. acad. Sc. 1909.

Retzius. Muskelfibrille und Sarkoplasma. Biol. Unters. Nr. 7. 1890.

Schneider. Vergleichende Histologie der Tiere. 1902.

Schlater. Histologische Untersuch. über das Muskelgewebe. Arch. f. mikr. Anat. 1905.

— Die Myofibrillen des embryonalen Hühnerherzens. Arch. f. mikr. Anat. 1907.

Schockaert. Nouvelles recherches comparatives sur la texture et le développement du myocarde chez les Vertébrés. Arch. de Biol. T. XXIV. 1908.

Thulin. Studien über den Zusammenhang granulärer usw. Anat. Anz. 1908.

Referate.

B. Romeis, Beobachtungen über Degenerationserscheinungen von Chondriosomen. Nach Untersuchungen an nicht zur Befruchtung gelangten Spermien von *Ascaris megalocephala.* In: Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. LXXX. Abt. II. 2 Tafeln. S. 129—170. 1912.

Das Verhalten der *Ascaris*-Spermien im Uterus des Weibchens ist schon so oft Gegenstand der Untersuchung gewesen (van Beneden [83], Scheeben [06], A. Mayer [08], Romieu [11], Ref. [12] u. a.), daß eine erneute Prüfung, auch selbst mit der Bendaschen Methode, keine große Ausbeute versprechen kann. Verf. bestätigte die Angaben der früheren Autoren dahin, daß die nicht zur Befruchtung gelangten Spermien einer allmählichen Degeneration und schließlichen Resorption durch das Uterusepithel erliegen. Großes Gewicht wird dabei auf das Schicksal der auf diese Weise frei gewordenen Chondriosomen gelegt. Zunächst wird auf Grund negativen Ausfalles verschiedener Bakterienfärbungen darauf hingewiesen, daß es sich dabei nicht um Mikroorganismen — wie z. B. im Darm von *Ascaris* — sondern um frei gewordene Chondriosomen (wie die Benda-Färbung zeigt) handelt. Die Chondriosomen verfallen einer allmählichen Auflösung (»Chondriolyse«), sammeln sich teilweise auf der Oberfläche der Eischale, so die Bildung der äußersten Eihülle veranlassend und werden endlich auch zum Teil durch das Uterusepithel resorbiert und hier aufgelöst, nehmen also nicht etwa als »Elementarorganismen« bei dieser Gelegenheit nur einen »Wirtswechsel« vor. Bei der Auflösung der Chondriosomen treten vielfach Verschmelzungen derselben untereinander auf, die — worauf Ref. besonders hinweisen möchte — durchaus an die von Meves (11) gegebenen Bilder bei der Befruchtung des *Ascaris*-Eies erinnern, von ihm aber als Chondriosomenkonjugation gedeutet wurden. — In einer »Nachschrift« geht Verf. dann noch kurz auf die Untersuchung des Ref. (12) ein. Ref. hatte dort mit Bezug auf die Mevesschen Angaben von der Aussaat männlicher Mitochondrien bei der Befruchtung des *Ascaris*-Eies die Frage aufgeworfen »Wer will also entscheiden, was Plastochondrien und was Glanzkörperzerfallprodukte sind«? Verf. glaubt hierzu bemerken zu müssen, daß diese Frage »bei hinreichender Technik und Erfahrung gar nicht so schwer zu lösen ist«. Da ein Referat nicht der Ort für persönliche Auseinandersetzungen ist, sei hierzu nur wörtlich aus der erwähnten Mevesschen Arbeit (11) folgender Passus zitiert (S. 693): »Der Glanzkörper tingiert sich hier bei Anwendung der Altmannschen Methoden ebenso (Ref. gesperrt) wie die Plastochondrien intensiv rot, aber vielfach (Ref. gesperrt) in einer etwas andren Nuance (mehr zinnoberrot, während die Plastochondrien Karminton zeigen). Sapienti sat!

v. Kemnitz (München).

RICHARD GEIGEL, Zur Mechanik der Kernteilung und Befruchtung. In: Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. LXXX. Abt. II. S. 171—188. 1912.

Verf. untersuchte zunächst, welche von den uns bekannten »Fernkräften« die Erscheinungen der Mitose hervorbringen können. Gravitation scheidet von vornherein aus, da nach bekannten physikalischen Gesetzen das Centrosom den Chromosomen gegenüber eine viel zu kleine Masse besitzt. Vielmehr müßten, im Fall der Massenanziehung, die Chromosomen die Centrosomen anziehen. Bleiben elektrische Kraftwirkungen, d. h. es muß zwischen Chromosomen und Centrosomen ein Potentialgefälle bestehen. Voraussetzung dafür ist natürlich das Vorhandensein eines Dielektrikums zwischen beiden. Verf. nimmt bei seinen nun folgenden Ausführungen wiederholt Bezug auf die — recht schematischen — Abbildungen der Mitose aus SOBOTTAS Atlas der Histologie, was um so bedenklicher ist, als der Prozeß sich wohl nur äußerst selten in so schematischer Weise abspielt, namentlich bezüglich der Stellung der einzelnen Chromosomen in den verschiedenen Phasen, z. B. die Schlußstellung der Chromosomen in der Telophase wohl niemals dem Schema (Anordnung auf einer Kugelschale mit dem Centrosom als Mittelpunkt) entsprechen wird, was für die vom Verf. daran geknüpften Überlegungen natürlich von fundamentaler Bedeutung ist. — Jede Fernkraft nimmt nun mit wachsender Entfernung ab und zwar im allgemeinen im Quadrat. Steht das Centrosoma senkrecht über der Äquatorialplatte und haben alle Chromosomen gleiche Masse, bedenkt man ferner, daß bei der relativ kleinen Strecke, die die Chromosomen vom Kraftcentrum trennt, die Kraft (P) nicht = const. gesetzt werden darf, sondern bei Annäherung der Chromosomen beständig beträchtlich wächst, so müssen die Chromosomen — wie mathematisch und graphisch gezeigt wird — in ihrer Endstellung angelangt, folgendes Bild zeigen: Die in der Äquatorialplatte in der Mitte gelegenen müssen dem Centrosom unverhältnismäßig viel näher liegen, als die Chromosomen der beiden Enden, so daß bei räumlicher Anordnung etwa die Gestalt eines (Bier-) flaschenbodens entstände. Es wird gezeigt, daß auch der Umstand, daß die in der Bewegung den übrigen voraneilenden mittleren Chromosomen, einen größeren Widerstand zu überwinden haben, als die endständigen, die Kurve nicht so deformieren kann, daß sie nach unten, statt nach oben gewölbt ist, wie es das Schema verlangt. Letzteres könnte nur dann erreicht werden, wenn die Fäden der Astrosphäre nicht etwa »Zugfasern« wären, sondern »Druckfasern«, d. h. sie dem Vordringen der Chromosomen einen stets wachsenden Widerstand entgegensetzten. — Dagegen würde die Schlußstellung der Chromosomen (Anordnung auf einer Kugelschale) erklärt, wenn die Spindelfasern elastisch gespannt wären, da mit wachsender Dehnung — also mit größerem Abstand vom Centrosom — die elastische Kraft wächst. Wahrscheinlicher aber scheint es Verf., daß die Verbindungsfasern der Chromosomen während der Mitose in die Länge wachsen und so die Chromosomen »vor sich hertreiben«. — Zum Schluß widmet Verf. noch einer andern Erscheinung der »vitalen Fernkraft« einige Betrachtungen: der Bildung des Empfängnishügels bei der Befruchtung. Man hat Grund zu der Annahme, daß im Innern einer Zelle ein Druck von 6—7 Atmosphären — in Pflanzen sogar beträchtlich mehr (Ref.) — herrscht, dem die Oberflächenspannung der Plasmahaut das Gleichgewicht hält. Wird diese durch vom Sperma abgesonderte Stoffe herabgesetzt, so bildet sich eine Vorwölbung, die aber stets kugelförmig sein muß. Die spitzausgezogene Form des Empfängnishügels und das richtige Treffen der Spitze von seiten des Spermatozoon ist damit nicht erklärt. Nimmt man hingegen eine Fernkraft hinzu,

die mit abnehmender Entfernung zunimmt, so wird sie im Abstand $0 = \infty$, womit die Bildung der feinen Spitze des Empfängnishügels erklärt ist. Diese Fernkraft muß spezifisch »vitaler« Natur sein, da sie an das lebende Spermatozoon, bzw. Ei geknüpft ist, totes Material die Erscheinung nicht zeigt und es sich weder um Massenattraktion, noch um elektrische Fernkräfte handeln kann. — Ref. möchte nur auf wenige, ihm schwach erscheinende Punkte hinweisen:

1. Verläuft die Mitose kaum je nach dem Sobottaschen Schema, vielmehr findet man wohl alle Übergänge von diesem, bis zu der von Geigel geforderten Figur (letzteres z. B. bei *Paludina* und *Apis* in den aberranten Mitosen).

2. Sind es durchaus nicht »ungeheuerliche Unwahrscheinlichkeiten«, die der Annahme einer bekannten Fernkraft im Centrosom, bzw. Chromosomen entgegenstehen, wenn man z. B. an die Vorstellungen der Physiker über die Konstitution der Magnete, oder an die Elektronentheorie denkt.

3. Dürfen wir heute — wo wir wissen, daß Größenunterschiede zwischen den Chromosomen eine weit verbreitete Erscheinung sind — durchaus nicht annehmen, daß alle Chromosomen einer Mitose ungefähr gleiche Masse haben.

4. Liegt kein Grund vor, deshalb, weil uns heute noch das Wesen der Chemotaxis — in deren Bereich die Mechanik der Bildung des Empfängnishügels wohl ebenso fällt wie Leukocytose und Phagocytose — unbekannt ist, auf die Existenz einer »vitalen Fernkraft« zu schließen.

5. Haben wir z. Z. keine Vorstellung darüber, wie sich in jedem einzelnen Zeitpunkt während der Mitose die Beschaffenheit des Mediums, der Centrosomen und Chromosomen verändert. Daß sie aber sehr variabel ist, ist sicher, da ja das Agens movens überhaupt nur zeitweise auftritt und uns die atypischen Mitosen, z. B. in der Spermatogenese vieler Insekten mit geschlechtsbestimmenden Chromosomen (besonders auch der Fall von *Rhabdomena*) die wechselnde »Affinität« der Chromosomen zu den Centren deutlich vor Augen führt. Daher dürften alle Versuche, das Problem der Mitose mathematisch-physikalisch zu fassen, solange aussichtslos bleiben, bis es gelingt, die Zustandsänderungen von Medium und beteiligten Massen in jedem Zeitpunkt genau zu bestimmen.

v. Kemnitz (München).

M. Konopacki. Über mikroskopische Veränderungen, welche während der in Echinideneiern mittelst verschiedener chemischer Reagenzien hervorgerufenen Cytolyse auftreten. In: Bull. de l'Acad. des Scienc. de Cracovie. Mai 1912. S. 527—563. 2 Tafeln.

Bei der Behandlung reifer und unreifer Eier von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus* mit Chloroform und Benzol zerfällt das Plasma in zweierlei Substanzen: eine feinkörnige mit Eosin färbbare, die das Innere der von der zweiten Substanz gebildeten Waben erfüllt. Das Chromatin geht in Lösung. Bei Behandlung mit Fettsäuren wird der Kern zur Teilung angeregt, wobei unregelmäßige, überwiegend monozentrische Figuren entstehen. Schließlich verfallen die Eier der gleichen Cytolyse wie bei Chloroform- und Benzol-Behandlung. —

v. Kemnitz (München).

Marie Sorokina. Über Synchronismus der Zellteilungen. In: Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XXXV. Heft 1. S. 30—45. 1912.

Gurwitsch (11) hatte an Salamander-Spermatogonien festgestellt, daß von einem Synchronismus der Spermatogonienteilungen keine Rede sein kann, trotzdem es sich um »identische« Zellen handelt. Verfasserin untersuchte diese Verhältnisse an intakten und isolierten 2-Blastomeren von Seeigeleiern. Zunächst wurde an intakten »Zweiern« in 300 Fällen absolute Koinzidenz der Teilungsstadien festgestellt. Da die »Identität« der sich entsprechenden Blastomeren dafür nach Gurwitsch nicht verantwortlich gemacht werden kann, liegt es nahe, an gegenseitige Beeinflussung zu denken und diesen Faktor durch Blastomerenisolation auszuschalten. Hierzu diente 1. die Schüttelmethode, 2. die Methode mit Ca-freiem Seewasser. — Bei der ersten Methode zeigte sich bei vollkommener Trennung ein nicht völliger Synchronismus der Teilungen in den sich entsprechenden $^1/_2$-Blastomeren (8 Fälle). In einigen Fällen konnte die Verspätung in der einen Teilung auf eine Ablenkung der Spindelachse aus der Normalstellung zurückgeführt werden, da die Teilung erst nach Ausgleichung der anormalen Lage erfolgt. Es ist klar, daß es sich in diesen Fällen um Störungen des Teilungsmechanismus infolge des Schüttelns handelt. — Bei der zweiten Methode wurde so verfahren, daß die Eier 40 Minuten nach der Befruchtung etwa $1^1/_2$ Minuten sanft geschüttelt und dann in Ca-freies Seewasser überführt wurden. Auf diese Weise wurden in 101 untersuchten Fällen von Blastomerentrennung 58 Fälle mit bedeutendem und 28 Fälle mit unbedeutendem Anachronismus festgestellt. Verfasserin glaubt, daß dieser Anachronismus auf die durch die Isolierung aufgehobene gegenseitige Beeinflussung der Blastomeren zurückzuführen ist. Dazu ist aber — wie Verfasserin selbst betont — der Nachweis erforderlich (den sich Verfasserin vorbehält), daß die gleiche Behandlung bei intakten Keimen keinen Anachronismus der Blastomerenteilungen bewirkt! Die erwähnte Schlußfolgerung der Verfasserin hat daher vorläufig nur beschränkten Wert.

v. Kemnitz (München).

Weigl, R. Zur Kenntnis des Golgi-Kopschschen Apparates in den Nervenzellen verschiedener Tiergruppen. In: Verh. d. 8. Internat. Zool.-Kongr. z. Graz. 1910. Jena 1912.

In den Nervenzellen verschiedener Gastropoden beschreibt der Verf. einerseits die von Holmgren beschriebenen, von Legendre (Arch. d'Anat. micr. 1908) und mir (Arch. f. Zellforsch. 1912, Bd. VIII) geleugneten Zelleinbuchtungen (Holmgrens Trophospongien) und außerdem einen osmiophilen Faserapparat (Golgi-Kopsch-Apparat). Er ist der Ansicht, daß beide Gebilde nichts miteinander zu tun haben.

Erhard (München).

Weigl, R. Über den Golgi-Kopschschen Apparat in den Ganglienzellen der Cephalopoden. In: Bullet. d. l'Acad. d. Sc. de Cracovie. 1910.

Eingehende Begründung des obigen, illustriert durch sehr schöne Mikroaufnahmen.

Erhard (München).

Weigl, R. Vergleichend-zytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und dessen Verhältnis zu andern Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. In: Bull. d. l'Acad. d. Sc. de Cracovie. 1912.

Da der Golgi-Apparat »in keiner Zellkategorie der verschiedensten Tiere, die bisher in dieser Hinsicht untersucht wurden, fehlt«, so ist . . . »doch sehr wahrscheinlich gemacht, daß der Apparat einen allgemeinen, jeder lebenden und funktionierenden Zelle inhärenten konstanten Zellbestandteil bildet«. Im Gegensatz zu seiner morphologisch konstanten Ausbildung bei Wirbeltieren, die sich bekanntlich als Netzwerk äußert, ist er bei Wirbellosen sehr variabel, kann z. B. hier »aus kurzen bakterienförmigen oder gebogenen, aber nur ausnahmsweise gewundenen Fäden« (*Helix*-Nervenzellen) oder »kurzen geraden oder netzförmig gekrümmten, öfters bis beinahe zu Ringen geschlossenen Fäden« (Crustaceen) bestehen.

Bei somatischen Wirbeltierzellen ist eine Verwechslung mit Mitochondrien ausgeschlossen. Bei Geschlechtszellen »repräsentieren Strukturen, wie Archoplasmaschleifen, Centralkapseln, Pseudochromosomen, gewisse Teile des Idiosoms, Nebenkerns und Dotterkerns den Golgi-Kopsch-Apparat. Bei der Spermatogenese der Insekten läßt er sich von den Mitochondrien trotz der Schwierigkeit färberischer Differenzierung dadurch unterscheiden, daß die Mitochondrien zur Bildung des Nebenkerns beitragen, der Apparat nicht. Dagegen ist er bei der *Helix*-Spermatogenese mit dem Nebenkern identisch, mit dem dagegen hier die Mitochondrien nichts zu tun haben. In den Oocyten der Wirbeltiere zuerst mit dem Dotterkern identisch, zerfällt der Apparat während der Wachstumsperiode in einzelne Fäden. Bei der *Helix*-Oogenese, wo er sich elektiv von den Mitochondrien darstellen läßt, entspricht er nicht dem Dotterkern, er wächst mit der Oocyte und zerfällt später in einzelne Fäden.

Mit den zu speziellen Funktionen bestimmten Zellbestandteilen, wie Tigroid, Basalfilamenten und Nebenkernen von Drüsenzellen und Darmepithelfilamenten hat der Golgi-Kopsch-Apparat nichts zu tun. Ebenso sind »alle Versuche, den Apparat von Chromidien abzuleiten, wie auch die Ansicht seiner Zugehörigkeit zu diesen Gebilden, als mißglückt anzusehen.« Die in der Sperma- und Oogenese auftretenden Chromidien betrachtet Weigl als aus drei Komponenten bestehend, »und zwar den Mitochondrien, den eigentlichen Chromidien und dem gewöhnlich typisch ausgebildeten Golgi-Apparat aufgebaut.«

Die Verschiedenheit der Morphologie und Ausbildung bei verschiedensten Tieren und die schwache Variabilität bei der Zellfunktion beweist, daß der Apparat weder mit der Ernährung, noch Se- oder Excretion etwas zu tun hat. Charakteristisch ist, daß er mit der Zelle wächst. Mit der Bildung von Zelldifferenzierungen, wie Neurofibrillen, Gliafibrillen, Cilienfäden und Acrosom hat er nichts zu tun. Entgegen den Mitochondrien ist sein Charakteristikum »Bestandfähigkeit und Starrheit seiner Morphologie«. Dagegen unterliegt er bei der Mitose Veränderungen. Ein diffus verteilter Apparat wird einfach durchgeschnürt, ein netzförmig angeordneter dagegen meist zu einfacherer Form eingeschmolzen und dann erst geteilt. »Am wahrscheinlichsten repräsentiert der Apparat ein allen Zellen inhärentes Organ, das höchstwahrscheinlich eine wichtige und durch andre Strukturen nicht ersetzbare Rolle im Zelleben spielt, vielleicht etwa im Sinne eines Stoffwechselkerns tätig ist . . .«

Erhard (München).

Weigl, R. O aparacie Golgiego-Kopscha komórek nabłonkowych w jelicie kręgowców i stosunku jego do innych struktur. (Separat. Polnisch.)

Erhard (München).

Bialkowska, W. und Kulikowska, Z. Über den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen Insekten. In: Bullet. d. l'Acad. d. Sc. de Cracovie. 1912.

Der Golgi-Kopsch-Apparat variiert bei Insekten zwischen dem Typus, den *Periplaneta* repräsentiert (kurze gerade oder gebogene Fäden) einerseits und dem von *Dytiscus* (Knäuel und Netze) anderseits. Der Ursprungshügel des Nervenfortsatzes wird bei Insekten im Gegensatz zu dem der übrigen Tiere oft vom Apparat eingenommen.

Die Mitochondrien besitzen bei allen Insekten eine ähnliche Ausbildung. Bei gleichzeitiger Darstellung von Apparat, Mitochondrien und Neurofibrillen zeigt sich bei den großen Zellen, daß der Apparat in den Maschen des Neurofibrillennetzes liegt, die Mitochondrien dagegen auf das ganze Plasma verteilt sind.

Das Tigroid erfüllt den ganzen Zellkörper, dringt aber nicht in den Fortsatz ein und hat weder mit den Mitochondrien noch mit dem Golgi-Kopsch-Apparat (im Gegensatz zur Ansicht Legendres) etwas zu tun. Ebenso hat der Golgi-Kopsch-Apparat nichts mit dem von außen in die Zelle eindringenden Hüllgewebe gemein.

Erhard (München).

Weigl, R, Studya nad aparatem Golgi-Kopscha i trofospongiami Holmgena w komórkach nerwowych kręgowców. (Studien über den Golgi-Kopschschen Apparat und die Trophospongien Holmgrens in den Nervenzellen der Wirbeltiere.) Archiwum naukowe. Dzial II. Tom. I. 1910.

Die Holmgrensche Trophospongienlehre ist »unhaltbar«. Der Golgi-Kopsch-Apparat entspricht den in der Zelle selbst befindlichen fädigen »Trophospongien«, nicht aber den von Holmgren gleichfalls als »Trophospongien« bezeichneten, von außen eindringenden Gliafortsätzen.

Erhard (München).

Poluszyński, G. Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und einige andre Strukturen in den Ganglienzellen der Crustaceen. In: Bullet. d. l'Acad. d. Sc. de Cracovie. 1911.

Detaillierte Beschreibung der Ganglienzellstrukturen von *Homarus vulgaris*, *Astacus fluviatilis* und *Squilla mantis*. Die theoretischen Anschauungen stimmen mit denen Weigls überein. Schöne Mikroaufnahmen.

Erhard (München).

The Morphology of Functional Activity in the Ganglion Cells of the Crayfish, Cambarus virilis.

The Numerical Statement of the Nucleus-plasma Norm and of its Upset in Prolonged Activity.

By

David H. Dolley.

(From the Pathological Laboratory of the University of Missouri.)

With 5 figures and 8 tables in the text and plates XXIV—XXVI.

Synopsis.

Introduction.

The nerve cell illustrates particularly the truth that whatever the type one may select primarily for biological investigation, whether simple and primitive or complex and differentiated, the necessity of weighing and comparing the results with those to be obtained from the other extreme soon becomes apparent. Up to the present work, the writer has devoted himself principally to the study of the functional processes as morphologically exhibited in a most highly specialized nerve cell, the Purkinje cell of the cerebellum. The work has included the response of this cell to all forms of stimulation, both normal and, for the most part in the sense of being unusual, abnormal.

Natural bodily activities, whether occurring spontaneously in daily life or experimentally incited, as by working dogs in a treadmill, result not only in changes but in an identical and constant sequence of changes. This sequence of changes constitutes the active phase of the cycle of activity with its end in immediate exhaustion, and the full cycle is completed by the subsequent recovery to the point from which activity began. Every cell in a normal animal, whatever the degree of activity, falls into one stage or another of this cycle. The changes grade in extent of appearence with the severity of the work. The extremes of natural life as well as the extremes of experimental stimulation differ from each other only in the degree and extent of the collective changes. The purely natural and physiological significance of the morphological alterations as representing the work of the cell rests upon this graded and constant occurrence and upon the inherent nature and character of the changes themselves.

Further, unusual, abnormal or artificial stimuli produce only the same identical changes. As types of these, the effects of mechanical traumatic stimulation, inducing the condition of surgical shock, of trophic stimulation in anemia, of thermal stimulation in heat exhaustion, and of chemical stimulation from certain drugs and from bacterial toxins have been compared with the normal states just mentioned.

These findings for the Purkinje cell, obtained primarily from the dog, have been controlled and found identical in man and rabbit and are in essential harmony with the results of other investigators from widely varying types of cells ontogenetically and phylogenetically. The unity of these findings led to definite conclusions regarding the nature and significance of the reaction of the nerve cell in general, its mechanics, and its dynamic powers and limitations. To correlate the nervous activi-

ties of a primitive animal with those so high in the scale was obviously the next step and at the personal suggestion of Geheimrat Professor Richard Hertwig whose doctrine of the nucleus-plasma relation as applied to the nerve cell has been the underlying foundation for whatever of a logical and rational nature the interpretation of the morphology possesses, the crayfish was adopted for investigation.

While the usual advance of knowledge is from the simple to the complex, it will give a more desirable viewpoint of the present work to emphasize the fact that in certain respects the nerve cell represents an exception to this course. Comparing the primitive cells of *Cambarus* and the specialized Purkinje cell, the shifts in morphology are vastly more striking, more inclusive in the latter, and so correlated that their significance is more open. So true is this that, in the opinion of the writer, any full interpretation of the nature of the reaction in the primitive cell without the light shed by the other would have been exceedingly more difficult, if not doubtful. That this has a bearing in relation to certain opinions deduced from primitive cells alone will be made apparent.

Source of Material.

For the identification of the species of crayfish used as *Cambarus virilis*, I am indebted to my colleagues in Zoology. The material from fortyfive animals of all ages and from fifteen embryos at term and newborn has been used. The material includes animals directly or recently removed from their normal habitat and others subjected to experimental activity. The main part of the study was devoted to the former. This was of course the more important as the main point is that the experimental animals differ only quantitatively, in the degree and extent of their changes. It was found to make no appreciable difference as regards the average animal for reasons which will be apparent later, but the normal animals from which the bulk of the measurements were made were killed on the bank of the stream as soon as caught and the material at once fixed. This is the reason their weights are not given though their comparative size was carefully noted. However, this refers to a period of a day or so. It evidently makes a marked difference if the animals are kept for weeks in an unusual environment in the laboratory, without imitating natural conditions closely, even though they are well fed and have a continuous supply of fresh water. The season of the year will be shown to make a profound difference in the normal

state of activity. The first twenty five of the animals were those obtained in October when the work was started. The rest were obtained in the Spring at different times from the first thaw to the middle of May.

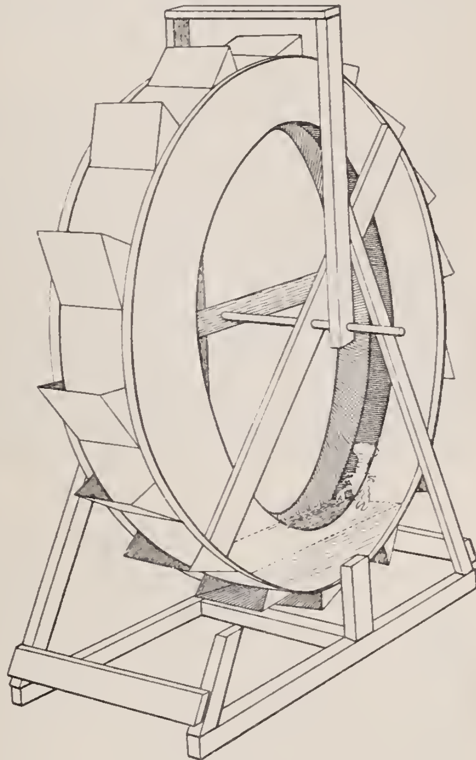
Experimental Methods.

Only the two methods which proved most effective in exciting the animals to continuous or briefly interrupted activity and which furnished the material for detailed study need be discussed. Various other schemes were employed in the attempt to force the animals to normal bodily activity. These were discarded as it soon became apparent that, on account of the slow reaction and endurance of this primitive nervous system, which will be brought out later, they failed to produce measurable or even appreciable results in comparison with the variations in undisturbed animals. Days rather than hours must be the duration of such experiments and hence, of necessity, only such excitants as work automatically are applicable.

Of these two methods, the first employed was electrical stimulation. Into a large porcelain dish, sufficiently filled with water to submerge the animal, a glass plate was introduced so as to rest upon the bottom and the edge of the dish, thus making an inclined plane. The animal, placed upon his back, was held in position upon this plane by means of strings tied to his fore claws and running out over the edges of the glass plate. The tightness of the strings was easily adjusted to allow some freedom of movement without permitting the animal to turn over or to reverse his position. Next the animal was introduced into the secondary circuit of an induction coil as follows: one wire from the coil was tied to an antenna, the other was attached to an iron weight placed in the bottom of the porcelain dish. The water completed the circuit. Into the primary circuit of the induction coil was introduced an electrical time clock activated by independent batteries which permitted the animal to be shocked at any desired interval. Various intervals between successive shocks were tried but finally two seconds was adopted as the most suitable. The feature of this group of experiments is then that at definite short intervals the animals were irritated by the passage of an electric current through their bodies in response to which there was a visible contraction of the whole body musculature. At the start, the movements were convulsive in character and practically continuous. These lasted for a varying time, usually from one fourth to one half an hour. Gradually they would subside and the only response would come with the making of the

circuit. Throughout the experiments, after periods of comparative rest as regards spontaneous activity would come periods of struggling independent of the stimulus, though with the progressive exhaustion these periods of spontaneous activity occurred at longer and longer intervals and more and more feebly. Finally, in the animals stimulated to death, a complete motor paralysis preceded.

Text Figure 1.



No attempt was made to measure the strength of the stimulus. As the idea in mind was to use a strength just sufficient to bring about muscular response, it was not necessary. Weakened as the current was by its passage through the water, the adequate stimulus was in reality a feeble one. Not as satisfactory results were obtained by attaching one wire to the antenna, the other to the flipper, thus putting the animal directly in circuit. The weakest current proved too strong, general tetanus resulted and death followed rapidly unless the current was stopped.

Four animals were subjected to this, from two of which measurements were made. Portions of the data from these are presented in Table I and in Table III. These are Experiment 19, in which the animal succumbed only after two weeks exactly of continuous stimulation with the exception of two nights when the batteries gave out, and Experiment 18, stimulated for thirty six hours.

But this method is primarily and essentially one of artificial stimulation and hence there might be objection raised, though it has been demonstrated on other cells by numerous investigators including the writer

that if such stimuli work at all the effect produced is the same as that from natural stimuli.

In the second method, the important facts are that the stimuli, while unusual, can hardly be considered abnormal, and more essential, they must be received by the normal receptor apparatus in its normal way. The apparatus is illustrated in Text Figure 1. It consists of a water-wheel, made of tin, three feet in diameter, of which the picture is sufficient description. The important point about it is that the rim is so inclosed on both sides as to form a continuous water-tight gutter, in which the crayfish was placed along with sufficient water. When the wheel turns, the animal clings to the bottom until he is carried out of the water, back to which he continuously attempts to crawl. If the wheel run too fast, or he momentarily cease his efforts, he is carried to a point too steep for adherence and then slips back into the water. At the beginning there is a distinct straining attempt on the part of claws, legs and flipper to hold more securely. This is further proved by the fact that as the animal becomes more and more fatigued, his movements become more and more passive. That the procedure is entirely efficaceous is shown by the more rapid fatality and the more marked reaction of certain cell types at least from thirty six hours in the wheel (Experiment 23) than from two weeks of electrical stimulation (Experiment 19).

Technic of fixation and staining.

A solution of formalin-sublimate consisting of 95 parts of saturated mercuric chloride and 5 parts of the 40% solution of formaldehyde was used for the routine fixation. On account of the difficulty in removing the chain of ganglia in the fresh state, it was found more convenient to expose them *in situ* by removing the superimposed dorsal shell and the thoracic and abdominal tissues. Thereby the ventral portion of the shell was left as a support, and when tied to a cardboard the entire chain was kept straight, while it also afforded a more rapid procedure. After a fixation of four to six hours, the tissue was run through the graded alcohols. It was customary to finish the removal of the ganglia in 50% alcohol, and this and the succeeding solutions of 70% and 80% were iodized to remove the excess of sublimate. From xylol imbedding was done in paraffin. Longitudinal sections were cut in serial of five micra thickness and fastened to slides by the water method.

Erythrosin-toluidin blue was employed as the routine stain. After removing the paraffin in the usual way, the sections were stained about

two minutes in 1% erythrosin, heated to 40°. After washing thoroughly, they were transferred to a saturated aqueous solution of toluidin blue for usually seven minutes, then differentiated in 95% alcohol, passed through absolute alcohol and xylol, and mounted in xylol balsam.

In addition, various mixtures of chromic and osmic acids have been used, followed by staining with iron-hematoxylin or combinations of acid and basic coal-tar dyes. As these afford no better preparations for the purpose of this study and add nothing pertinent to the data presented, they need not be discussed in detail.

The technic of size computation and comparison.

The technic of cell measurement. — As the process differs materially from that employed in previous work, it seems desirable to state the reasons for the adequacy of each in detail.

The measurements for cell body and nucleus in the plane of section were made by means of camera lucida projection, the extent of the greatest major and minor axis of each element being marked upon the projected image. These diameters were measured by a U. S. Standard rule graduated to one-half millimetres. It was, however, soon discovered, all sections being in serial, that the two diameters very commonly attained their fullest extent in different sections or that the cell attained its fullest size in one and the nucleus in another. The only consistent procedure which would insure uniformity would obviously be to choose invariably the greatest diameter. The practice was, therefore, after measuring the apparently largest cell body and nucleus, to control these measurements by superimposing the projected image of the adjacent sections and correcting any measurement which fell short. In the case of the smallest types, the fullest size fell usually within one section, though it was found essential not to neglect the control. In the larger types, while it was possibly more usual for the fullest size to fall obviously within two sections, at times as many as five or six had to be compared to insure that all diameters were of their greatest extent.

Over three hundred preliminary measurements of crayfish cells which were made according to this procedure and from which the volumes were calculated, including the majority of all cells from the first abdominal ganglia of four animals and a varying number from others, showed that it was deficient and unsatisfactory. This was the procedure used in the several thousand measurements of Purkinje cells (1910), the unknown third dimension being taken to be equal to the known shorter

axis, as found, however, in a single section. This certainly affords consistent and harmonious results and appears permissible for several reasons. In the first place, the cells are for the most part regularly disposed as well as so numerous that it is a simple matter to find the quantity desired properly in plane of section. In the second place, the course of activity in the Purkinje cell is a succession of distinctly marked stages and all cells belonging within any given stage are sufficiently alike in size to permit of averages of diameters being made. Hence the unknown third dimension could vary no more than the limits of its known counterpart in a fair average. Fifty cells to a stage were first used, then twenty five was fixed upon as giving exactly the same relation, though, so closely do the sizes run, that ten cells to a stage seldom result in more than minor irregularities of the curves of size.

In the case of the crayfish cells, they are, to begin with, irregularly disposed. A longitudinal section does, however, show the majority of cells in longitudinal rather than transverse section. Again, there are no distinct stages of chromatin formation as in the highly specialized cell, and if there were, the cells of certain types at least are too scanty to permit a satisfactory average of their diameters. Third, the transverse diameters (minor axes) themselves, when followed in serial section, were found rather frequently to differ from one another widely, the cells evidently being flattened rather than elliptical or pear-shaped. Finally, if this were not enough, the range of size and shape is so great outside of the point regarding scanty number in some stages that getting any averages of corresponding diameters was out of the question. Consequently, the volume had to be calculated for each individual cell — the computation of mass being the ultimate and sole aim. But doing this, while the majority of cells fell consistently and consecutively, it is apparent that, lacking the actual longest diameter, or from a false estimation of the unknown shorter diameter, there would be numerous discrepancies. Though fairly clear indications of the course of events were afforded, these were sufficient to invalidate the method.

The difficulty was obviated by estimation of the unknown diameter from the number of sections involved. The types of cells are so distinct and they are sufficiently few in number in any section and so placed that it is easy to follow both cell and nucleus throughout their extent. The number of sections in which they appear multiplied by the thickness of each section, namely, five micra, gives at least an approximation of the third dimension. With the other figures as obtained in millimetres reduced also in terms of micra, a uniformity and definiteness is reached.

Of course, many cells and nuclei end within the depths of a section. It is possible, with the help of the optical section to determine whether they barely enter, run about half way or nearly through it. By laying a fixed value upon these estimations of two, three and four micra, undoubtedly a closer approximation was reached. The accuracy of the whole procedure as applied to such work as this depends largely upon the uniform working and general trustworthiness of the microtome used. Two instruments of different make were employed, which in some measure is of value as a control, there being no appreciable difference in the results from either. Outside of this there is no defense to be made save in the character of the results obtained. There are many things when all the points about a given cell under observation are considered which have served to inspire confidence. The uniformity of the results from different animals will speak for itself but at the moment attention is called to how commonly in the majority of cells in the tables submitted the third dimension closely or exactly coincides with one of the others, usually the transverse, since the longitudinal diameter, as stated, was given for the most part by direct measurement. This is particularly true of the nucleus which from its structural relations affords measurements obviously the more exact. For example, of the 115 sets of nuclear diameters in Table IV, in fifteen the third figure coincides with one or the other diameters, and in the remainder, it differs from one or the other of these by one micron in thirty, by two micra in thirty-nine and by three micra in twelve, leaving nineteen nuclei more irregular. This illustration chosen at random concretely confirms the impression given by any of the series.

In all of the series after the preliminary work, no calculations were made until the measurements were completed. As subsequent corrections or changes introduce more of the factor of the personal equation, it is only fair to state that they were limited even where apparent discrepancies indicated a possible chance of error. A record of these was kept whether made on account of error or for justifiable reasons. In Table IV, there were six, in Table V, eight, in Table VI, none, in Table VII, one. This statement does not apply to a comparatively small number of cells whose volumes showed that they did not belong to the series in hand and hence were either discarded or transferred to another in case there were several from the animal. Outside of the ordinary chances of error or variation, which are frankly admitted to be great whether from the shape of the cell or the technic, no claim for exact accuracy of diagnosis is made. The differentiation of types itself is due largely

to the experience gained from measuring and so very probably there are confusions left uncorrected. The final results have run appreciably more smoothly.

The Calculations of Volume and of Nucleus-plasma Coefficients. — The relative volumes of the cell and nucleus were calculated from the three diameters of each reduced in terms of micra by multiplying them together. This expresses the volume relations in terms of the parallelopiped corresponding to each cell and is the procedure which was used by POPOFF (1908) in his work on *Frontonia leucas*, etc. The relative sizes thus obtained give just as accurate a conception of the relations. The formula for computing the volume of solid bodies varying from pear shape taken as an ellipsoid to the sphere (in which it becomes $^4/_3 \pi r^3$) is $^2/_3 (2a \cdot \pi \cdot b^2)$, or with unequal minor radii, $^2/_3 (2a \cdot \pi \cdot bc)$. If the ratio to be determined between two bodies whose radii are a, b and c and a', b' and c' respectively be expressed as a fraction, cancelling out the common factors, it becomes $\frac{abc}{a'b'c'}$, or the diameters themselves may be used.

To accord with RICHARD HERTWIG's conception of the nucleus-plasma relation, the computation of the coefficient of this relation involves the separation of the plasma mass from the total cell mass. This was derived by subtracting the nuclear volume from the cell volume. The resulting figure for the plasma mass when divided by the nuclear mass gives the size ratio between the two.

By way of checking the results, certain tests have been applied to determine the extent and possibilities of variation. These as well as the problem itself have been of the simplest character beyond which the writer would disclaim the ability to carry them. When it is considered that a difference of only five micra in one diameter of the cell body with the same size of nucleus makes a difference of two units or even more in the nucleus-plasma coefficient, the importance of the smaller variations from the mean is considerably lessened. Again, for certain groups of cells in Tables IV and VI, the standard deviation and the coefficient of variation (YULE, 1911) have been calculated for the nucleus-plasma coefficient. This would seem to be the only application of these procedures, as this coefficient is the only definite point of resemblance. In Table IV, the standard deviation for the second group of cells is ± 1.3, and for the fourth group, ± 3.59, and their coefficients of variation are .114 and .192 respectively. Taking the coefficients of the thirty-eight cells from 200,000 to 450,000 cubic micra, their standard deviation is

± 2.17 and the coefficient of variation is .111. The fourth group with a rapidly shifting size of the nucleus would be expected to give a greater range. In Table VI, the standard deviation for the nucleus-plasma coefficients of the third group is ± 1.65 and of the seventh group ± 2.64 and their coefficients of variation are .146 and .171.

Technic of Curve Construction. — The volumes of the cell and nucleus and the corresponding nucleus-plasma relation are expressed graphically by curves (Text Figs. 2—5, erected upon the upper and lower base lines respectively). The volume curve represents not only the absolute size of any stage, but its size relation to the resting cell. This was accomplished by using the figures for the average resting or starting point cell and its nucleus in each series (Tables IV, V and VI) as the necessary divisors for reduction, instead of an arbitrary figure. The resulting quotients are taken as the ordinates in one half centimetres. As the only possible way to obtain averages as well as to bring the numerous figures within the scope of curve construction, the figures for the volumes of the individual cells in these tables are grouped arbitrarily, according as they fall within certain limits. For Tables IV and V, the large cells, they are grouped within each successive 25,000 cubic micra, starting with 50,000, and for Tables VI and VII, of small cells, within each 5,000, starting with 15,000 and 40,000 cubic micra respectively. The one half centimetre divisions of the abscissa correspond to this arbitrary amount of size increase. But actually the average volumes fall at varying places within each interval, that is, the average of each successive increment is only a part of the total arbitrary division. By erecting the ordinates to correspond to the point within each interval upon which the increase actually falls, which is easily estimated, a more exact representation is obtained. The curve of cell volume becomes a straight line, thus graphically indicating the uniform and progressive increase to which the individual figures testify in the tables, and affording a better basis of comparison for the nuclear variations.

The corresponding nucleus-plasma curves are constructed by taking the base line as the level of the normal relation and constructing the ordinates according as the coefficient figures obtained from the average volumes differ from that of the resting cell, each unit being given the value of one millimetre.

In Text Figure 5, the curve from the Purkinje cell of man is reproduced. The divisions of the abscissa represent successive stages of activity and the procedure of construction is the same.

Introductory statement regarding the significance of the size changes and the argument for their correlation with functional activity.

Since the various shifts in the absolute size of cells and in the relative size of cell to nucleus are held to have a fundamental relation to the activity of the cell, whose nature is that of a true functional hypertrophy, and since particularly in the primitive type of cell under discussion the size changes are the most tangible phase of the functional reaction and are here most emphasized, it seems well by way of introduction to offer certain evidence that appears to eliminate any other assumption regarding them. The first question that would naturally arise would be the relationship of the size of the cells to the varying size of the animals used. Fortunately, in the supra-oesophageal ganglion there exists but a single pair of cells belonging to one type, presumably motor as will be brought out later, and constant in their position. These afford a simple basis of comparison with the sizes of the animals. The data of the weight and dimensions of the animals together with the volumes and nucleus-plasma coefficients of the pair of cells belonging to each are set forth in Table I.

The most casual survey of this table will suffice to show that there is something far beyond any mere proportionate relation just indicated. For example, the cells of a very young animal (Exper. 34), weighing only 2.6 grams, are nearly one half again as large as those of an animal weighing 29.8 grams (Exper. 38). Again the average size of these cells from Experiment 38 may be equal to or it may be less than the average size from normal animals which are less than one half its weight, as are Experiment 20 or Experiment 36. The size changes, therefore, must receive additional interpretation.

If this were not sufficient, a glance at any of the other tables will show that the relation between size of cell and size of animal varies for every cell. It is to be distinctly stated, however, that the existence of such definite relation is not denied for the starting point, the resting cell of any type. Between the wide extremes of size, cells are found scattered in a fairly uniform grading so that for example in Table IV up to a volume of 650,000 cubic micra, there is to be found at least one representative in every consecutive 25,000 units.

Again, abnormal causes cannot be conceived to be in part a factor, since a sufficient number of animals, killed at different seasons and of all ages, has been used to control and hence to eliminate that.

Table I.

The pair of central motor cells from the supra-oesophageal ganglia.

Number of Exper.	Season	Weight in Grams	Extreme Length	Stretch of Claws	Cell Diameters in Micra	Nuclear Diameters in Micra	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleusplasma Coefficient
34 [1]	Spring	2.6	42 mm	58 mm	118 × 96 × 77 113 × 94 × 77	37 × 32 × 28 35 × 32 × 28	872 256 817 894	33 152 31 360	25.3 25.0
33 [1]	»	2.8	45	60	89 × 83 × 72 91 × 74 × 72	34 × 32 × 29 33 × 33 × 32	531 864 484 848	31 552 34 848	15.9 12.9
32 [1]	»	3.2	48	60	103 × 82 × 70 106 × 86 × 64	40 × 34 × 25 39 × 35 × 27	591 220 583 424	34 000 36 855	16 4 14.8
27 [2]	»	10.1	70	100	102 × 75 × 65	32 × 32 × 29	497 250	29 696	15.7
35	»	10.7	69	100	121 × 93 × 70 111 × 93 × 73	41 × 32 × 32 40 × 33 × 29	787 710 753 579	41 984 38 280	17.7 18.7
28	»	11.3	72	90	107 × 77 × 60 101 × 87 × 60	34 × 28 × 25 34 × 33 × 24	494 340 527 220	23 800 26 928	19.8 18.6
36	»	12.7	75	110	102 × 78 × 82 113 × 89 × 73	37 × 31 × 38 42 × 38 × 25	653 392 734 161	43 586 39 900	14.0 17.4
39	»	21.8	85	140	133 × 109 × 65 139 × 115 × 67	38 × 33 × 27 39 × 36 × 25	942 305 1 070 995	33 858 35 100	26.8 29.5

[1] Probable yearlings.
[2] Other cell about same size — broken section prevents measuring.

Number of Exper.	Season	Weight in Grams	Extreme Length	Stretch of Claws	Cell Diameters in Micra	Nuclear Diameters in Micra	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleusplasma Coefficient
41	Spring	22.0	85 mm	139 mm	97 × 64 × 80 102 × 87 × 70	32 × 26 × 25 34 × 30 × 20	496 640 621 180	20 800 20 400	22.9 29.5
40	»	27.7	90	160	122 × 99 × 74 136 × 111 × 65	37 × 31 × 29 39 × 36 × 25	893 772 981 240	33 263 35 100	25.9 27.0
38	»	29.8	93	155	104 × 79 × 68 111 × 90 × 63	34 × 31 × 25 38 × 34 × 25	558 688 629 370	26 350 32 300	20.2 18.5
9	Fall	—	—	—	110 × 81 × 50 98 × 87 × 55	38 × 23 × 25 34 × 29 × 22	445 500 468 930	21 850 21 692	19.4 20.6
13	»	—	—	—	78 × 76 × 68 94 × 72 × 55	31 × 26 × 28 33 × 24 × 24	403 104 372 240	22 568 19 008	16 9 18.6
20	»	12.5	70	105	139 × 92 × 44 134 × 84 × 60	41 × 31 × 18 39 × 29 × 23	562 672 675 360	22 878 26 013	23.6 25.0
19 [1]	»	13.2	72	100	118 × 87 × 70 116 × 74 × 72	37 × 32 × 22 36 × 27 × 22	718 620 618 048	26 048 21 384	26.6 27.9
23 [1]	»	14 5	73	115	120 × 107 × 55 140 × 118 × 45	37 × 31 × 17 41 × 36 × 12	706 200 743 400	19 499 17 712	35.2 41.0
18 [1]	»	—	—	—	94 × 93 × 100 98 × 78 × 95	34 × 29 × 33 36 × 24 × 30	974 200 726 180	32 538 25 920	28.9 27.0

[1]) Stimulated animals.

Finally, the changes will be found to differ only in degree, not in kind. They vary in extent, in their collective approximation to a resting condition on the one hand or to a state of fatigue on the other, but they are the same in nature. Experimentally, the only change produced was that more cells approach exhaustion. In every animal, normal or stimulated, every cell could be apportioned to a definite place in the same constant cycle. This cycle then can only be the varied expression of states of normal cellular activity even if the activity be carried to unusual limits.

As the pair of cells just mentioned would appear to have a considerable value as a general index of the functional state of the animal and as technically at least they are ideal for comparative purposes, certain technical points will be inserted here which would save much labor and trouble to any future investigator. It is unnecessary to serial the entire ganglion. These two cells are located in the median ventral portion of the cephalic end of the supra-oesophageal ganglion, being imbedded in the supporting tissue between the lobes. The point of origin of the longitudinal commissure, which is dorsal, serves to identify the dorsal and ventral surfaces at the moment of imbedding. Unless imbedded very obliquely anteroposteriorly, they will be found to lie superficially, within the first one fourth of the block, a matter of moment when the total number of sections may comprise 300 in the smaller animals.

The analysis of cell types and the presumptive separation into motor and sensory groups.

In the beginning of the study, the necessity of distinguishing between the different types of cells became obvious. The preliminary measurements showed that otherwise there was no correlation. It will be clearer to state the essential bases of this distinction first though it is to be remembered that the minor particulars are affected considerably by the functional state of the cell. The presence (Figs. 1—12) or absence (Figs. 13—22) of the intracellular axone, running throughout the length of the cell and usually partly around the nucleus, is the main point of differentiation into groups. In the more numerous group this is entirely lacking. The cells with the intracellular axone are in general obviously considerably larger. These two groups differ also in appearance in other minor particulars, with or without activity, so that there is no question of their being separate entities. Essentially, the larger cells possess a greater density although their chromatic granula-

tions are finer as compared with the cells without intracellular axone. This is in agreement with the comparison between large and small cells made by Retzius (1890). In addition, the staining reaction, though it is the point most affected by the functional condition, differs.

But, after being thus separated broadly, distinct differences are to be found within the groups. The fundamental characteristic of nerve cell activity which had been determined in the work upon the Purkinje cell was the existence of a definite and constant resting type, the cell from which activity starts and to which it recedes on recovery from activity. Applying this experience, the first attempt was to determine the resting types for the two groups. The smallest cells in each group, showing none of the characteristics of activity, fitted properly the requirements for a resting type, but there was for each group the complicating finding that there was a much larger type of cell possessing the same attributes (Figs. 1 and 8, 13 and 18 respectively). The only conclusion was that there existed two sub-groups within each main group. For example, comparing the cells in Tables VI and VII, both of cells without intracellular axones, one series starts with a cell volume of 15,732, the other with an average volume of 42,768, a difference distinct to the eye alone if cut in the same plane. Pointing to the same conclusion just as strongly was the apparent fact that given two cells of the same size in either main group, they might differ from each other extremely in the points which previous experience had taught distinguished activity from fatigue (compare Fig. 11 with Fig. 3, Fig. 13 with Fig. 19, Fig. 16 with Fig. 21). The cells upon which measurements had been made were then so separated and this division into two groups possessing each two sub-groups was confirmed by the regular course of their sizes and corresponding nucleus-plasma relation. All series of measurements made since then have only served to establish it further for all ganglia.

Since this histological analysis is only incidental and accessory to the main purpose of this paper, no comparison with previous analyses of cell types will be given with the exception of one. It is sufficient to say that the functional state of the cell, the all-important thing, has been neglected. However, one investigation appears to throw much light and the present findings are in agreement with it. Retzius (1890), in his wellknown work on the nervous system of *Astacus fluviatilis*, makes his essential division into large and small cells. The axones from the large cells run proximally or distally in the longitudinal commissure. On the contrary, the axones from the small cells were followed into the peripherally going nerves of the same or adjacent ganglia. The axones

from the large cells, whether running in the cephalic or caudal direction, may branch and both branches remain on the same side, or the "stem process", the long arm, may cross to run either way, or the short arm only may cross, but the essential point is that these branches run and terminate centrally. Allowing for the existence of a sensory and motor division, it is apparent that the classification RETZIUS recognizes four types principally, a central and centro-peripheral sensory and a central and centro-peripheral motor. The division by the writer is held to represent the same four groups. At least, this classification adequately fills the requirements upon the basis of general knowledge.

Again following RETZIUS in regard to the specific identity as motor and sensory, while he leaves it undetermined, he states that a priori it may be considered that the greater cells with their usually greater processes are motor, the smaller cells sensory. Further, the structure of the protoplasm differs, the larger cells having more thickly distributed though finer granulations than the small cells. This observation has been confirmed. With the further light thrown by the process of activity, therefore, it seems reasonably safe to diagnose the generally larger cells with intracellular axones as motor and the generally smaller cells lacking in this as sensory. The central motor group is illustrated by Figures 1—7, the centro-peripheral motor group by Figures 8—12, the central sensory group by Figures 13—17, and the centro-peripheral sensory by Figures 18—22. The first series is the more complete, while in the others the drawings represent early and final stages.

Finally, the finding by RETZIUS in some ganglia of large cells with peripherally running axones does not predicate an additional type, but is brought within the limits of the fourfold division by the great hypertrophy that may occur in the usually smaller peripherally extending cell.

The vast majority of cells at least are unipolar in *Cambarus virilis*. No attention was paid to the possible presence of multipolar cells which RETZIUS states also occur in very limited number and definite place in *Astacus fluviatilis*, though not in the first abdominal ganglion. If they are present, they would seem to be excluded from the motor group for the single process of the motor cells with intracellular axone is to be followed constantly from within to without the cell. In the sensory types by the stain employed, the fibre is not always though frequently apparent. Certainly their possible inclusion makes no difference in the general results from the sensory group when compared with the other group, that is, no sufficiently striking exceptions to the trend of the size changes in any group have been found to note. Still, outside of

the first abdominal ganglion, there were only two series from this sensory type, and as they do not include all such cells, it is possible that no multipolar cells were measured, even if present.

In addition to these four main groups, there is a fifth order which must be differentiated. These are the smallest cells of all. A series of seventy-five was measured, though only for two diameters, and they have a nucleus-plasma coefficient much smaller than that common to the resting types of the main groups. This in itself puts them in a different class, but in addition to their size and nucleus-plasma relation, they are further distinguished by having in addition to the karyosome a moderate number of basichromatin granules in the nucleus, located at the nodal points of a more distinct nuclear reticulum and more numerously at its periphery (Fig. 23). The other types have no basichromatin outside of the karyosome. These cells are regarded as probably association cells. Together with the other cells they show the same effects of activity and the measurements give sufficient indication that the trend of their size changes is substantially the same.

Only in the supra-oesophageal ganglion does a sixth order of cells appear to be superadded. In these the nuclei are most in evidence and they are arranged in discrete groups. They appear to correspond to the cytochrome type of Nissl (1895).

It would seem more likely that the multipolar cells referred to belong in this category of association cells. The writer is more influenced toward this opinion by the nature of the cellular reaction, apart from a consideration of the number and distribution of what may be termed primal sensory and motor functioning cells. From the anatomical unity of the process which results in all types in response to stimulation, there is no need for additional complexity of primal types to conserve varieties of either sensation or motion. This idea is further borne out by the absence of multipolar cells in the more simple first abdominal ganglion as stated by Retzius. Here the fifth order just described suffices for the connecting links. It would then be expected that with greater complexity, a differentiation of associational neurons has arisen, characterized by structural differences which are essentially those of multiplicity of connections. The reasoning upon which this conception is based will be more appropriately elaborated in the section on the mechanics of nerve cell activity.

A most interesting point worthy of incidental note is that the number of cells of groups and sub-groups would appear to be a constant. In measuring the motor cells from the first abdominal ganglia of five animals,

with an unbroken series of sections so that no cell was unaccounted for, there were thirty cells of this main type in every case. There is little likelihood of error in the total number. In the further division into central and centro-peripheral cells, in three ganglia fourteen cells were apportioned to the first and sixteen to the second in the initial arrangement before the size relations were calculated, which is the fact that called attention to the point. In the other two, a consideration of the size volumes made this the more satisfactory rearrangement, one or two cells being shifted. The subdivision, therefore, is not without the same indication. Again, the existence of two cells and only two of the central motor type in the supra-oesophageal ganglion already noted (Table I) is a more convincing proof of the constancy of numbers, among certain types at least.

From the results of two investigators there is evidence that nerve cells in the constancy of their number form the most conspicuous exception to what appears at present the more general rule of variability in number for other cells, which determines differences in body and organ size. GAULE (1889) first concluded from a study of the spinal cord of the frog that the number of ganglion cells might be considered a constant factor. DONALDSON (1895) thinks that there is a high degree of constancy in the determination of neuroblasts.

The changes produced by activity exclusive of those of absolute and relative size.

As the starting point for activity, the resting cells of the four groups are to be first described (Figs. 1, 8, 13 and 18). In common, they are distinguished by their compact structure, the absence of any edema, and a generally deeper and more distinctly blue color after toluidin blue as compared with the later stages. As already mentioned, the presence of the intracellular axone, though it is not so clear cut as in later stages, separates the presumably motor cells containing it (Figs. 1 and 8) from the sensory cells which do not. Both the types of motor resting cells have usually a more markedly irregular contour in their resting condition than the sensory cells, due to pseudopodial-like protoplasmic processes. That this has any significance does not appear. It is regarded only as an accommodation in arrangement with the supportive tissue, for with the state of activity the cell outlines smooth out. As also previously stated, the main difference between the purely centrally contained motor neurones and those sending fibres peripherally is one of

size. Outside of that, however, rendering the diagnosis usually easy without measurement, are to be mentioned the less dense structure of the smaller centro-peripheral cells and consequently their somewhat paler color. More characteristic is the much larger size of the intracellular fibre relative to the size of the cell than in the central type. This point holds true throughout activity as reference to the figures will prove.

The sensory resting types without the intracellular axone are also chiefly distinguished by their different sizes (Figs. 13 and 18). As compared with the motor types their granulations are larger but less compactly distributed. In general also their outlines are much more uniform though they are not so sharply differentiated from the pericellular supporting tissue. Within the main group, the two divisions are so far separated in size that the consideration of the state of activity of the smaller cell when it approaches the resting size of the larger renders the diagnosis for the most part easy (compare Figs. 19 and 13). Only occasionally did the result of the measurements change the first grouping made before the calculations. In staining reaction there is no appreciable difference.

Most helpful in determining the state of activity of any cell is the onset and progressive increase of edema in the cytoplasm. It is the advance in continuous activity of this edematous condition, so generally familiar to the pathologist, that apparently even more than the consumption of extra-nuclear chromatin brings about the increasingly less dense and paler staining appearance of the cell body. It is this that anatomically speaking is the visible cause of the enlargement of the cell. It is first noticeable to the eye in the periphery of the cell, usually before there is definite indication of the disappearance of extra-nuclear chromatin, though it may be accompanied by that. With the routine stain used it begins to appear as rifts and breaks between the cell border and the pericellular framework as in Figure 3. This, I take it, is what is ordinarily described for the nerve cell as a pericellular edema or as an enlargement of the pericellular lymph space. It is, it is true, a potential lymph space and may be so considered within the limits properly requisite for that, but it goes so far beyond that it is claimed that it is practically and to a large extent inherently intracellular, for the following reasons. With the further progress of activity when the periphery of the cytoplasm becomes more and more thinned out and the edematous area wider and wider, strands and filaments of achromatic reticulum still connect the cell substance proper with the original pericellular border (Figs. 12, 17, 19, 20,

and 21). Consequently, the only limits that can be determined for the cell are the original ones. Further, confirmation of the inherently intracellular character of this apparently extracellular edema is given by the results of the measurements. Fortunately in the large motor type, edema begins at a comparatively much later period than in the others and, in fact, to the extent of activity to which they have been driven, they show relatively very much less, in the figures used, practically none. The course of the size changes was largely determined from this group, in which the outlines of the cell were thus definite. In the others, which were measured to some extent from both points of view to test the point, the more exact identity of the course of their curves with those of the first group resulted when the measurements were made to include this apparently pericellular edema. Finally, such an appearance as in the nearly exhausted cell (Fig. 22) admits of no other opinion or procedure. Here there is only a vestige of cell substance left around the nucleus, suspended within the pericellular capsule. This represents what is left of the cytoplasm whose place has been taken by the watery menstruum. In the final stages, a perinuclear edema is often observed, as is shown by Figures 7, 16 and 17.

This Figure 22 represents the ultimate limits of the edema combined with the disappearance of chromatic and achromatic substance, which will make sufficiently clear without much discussion the intermediate course of their combined and progressive effects, as illustrated by the figures. From its beginning in pericellular rifts, the edema progressively increases, an appearance which becomes more marked by the association of peripheral paling and disappearance of chromatic substance. Further along it becomes very apparent within the cytoplasmic substance, first from a loosening up of the density of this, then from actual vacuolation and reticulated structure. Again, however, it is to be noted from Figures 14 or 19 that though there is a consumption of substance peripherally from near the beginning of the process, for a considerable period there is a more rapid formation, so that the cell substance proper undergoes an actual increase, as in Figures 15 and 16 or in Figure 20. After this point the loss of cell substance begins to add appreciably to the wasted appearance. The absolute increase of cell substance uncomplicated by peripheral consumption is best shown in the first and second (motor) series.

Further details relating to the chromatic substance remain to be next indicated. In a highly differentiated cell such as the Purkinje cell of the cerebellum, the description of changes outside of size is principally

a statement of the successive shifts in the amount or distribution of chromatin, both intra-nuclear and extra-nuclear, or to put it in more significant terms, in the formation and consumption of chromatin. In the primitive cell under discussion there are no such extreme shifts to determine the state of activity. There is no such thing as the disappearance of the extra-nuclear chromatin at one stage to reappear in the next and larger stage, followed by its secondary disappearance in a still larger cell and final termination in the dissolution of the karyosome. After a certain point, as the figures bring out, there is a progressive diminution of the extra-nuclear chromatin, but it is entirely a gradual and uniform one, unbroken by abrupt transitions.

So too at the beginning there is no such distinct, even massive hyperchromatism. However, that a proper differentiation of stain brings out something of this is undoubtedly true. In the early stages, the cytoplasm may be noted to be not only denser than in the resting type, but it is deeper in color than in these within the same section or slide. But it is vague as compared with the Purkinje cell, in which not only the cell body becomes hyperchromatic but the nucleus as well becomes crowded with chromatin at one discrete stage of its activity in addition to that normally alone present in the karyosome. But that there is in the crayfish cells what corresponds to the hyperchromatism in increase of substance and hence a common reaction in this particular, there can be no question. Considering the point already made concerning the initial enlargement of the cell to double its size or greater, practically without edema or indication of disappearance of chromatin, there is an absolute increase of formation of materials in comparison with resting type cells. Again, as the chromatin continues to be produced faster than it is consumed for a considerable time, there is in this regard a relative as well as an absolute hyperchromatism in comparison with the final stages.

The consumption of chromatin and the edema are accompanied by distinct alteration of color. This is more marked in the sensory than in the motor type. From a distinct blue after toluidin blue, the color changes in advanced activity to more or less of a violet tinge. As it may vary between two cells of the same type and stage, it affords no definite clue to the state of activity.

There are certain other points regarding the nucleolar substance of the nucleus and its relation to the extra-nuclear chromatin, which will be taken up with the volume relations as it was the measurements which confirmed their apparent existence.

The variations in the absolute and relative sizes of the cell and its nucleus and in the nucleus-plasma relation therefrom resulting.

The source and extent of the data. — Since this phase of activity is in the crayfish the most significant one and since the results are necessarily more than commonly exposed to criticism on purely mechanical and technical grounds as well as on those of the personal equation, the source and extent of the data in full will be outlined. The figures are too vast to publish in detail and those that are published represent less than one-half of those obtained. To obviate the objections named, a great number of measurements is demanded but this is not enough unless the general trend and course of the results from different animals be uniform and constant within reasonable limits. These requirements, it is felt, are sufficiently met.

Eight hundred and forty-nine cells have been measured and their volumes and nucleus-plasma coefficients calculated. This does not include over one hundred preliminary ones in establishing the technic and in the early attempts to separate the different types. The first abdominal

Table II.

Centro-peripheral motor cells from the first abdominal ganglion of an undisturbed animal (Experiment 10).

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleusplasma Coefficient
42 × 36 × 35	19 × 13 × 18	53 920	4 446	11.1
58 × 27 × 35	21 × 15 × 18	54 810	5 670	8.7
48 × 30 × 40	19 × 15 × 22	57 600	6 270	8.0
54 × 29 × 40	22 × 14 × 20	62 640	6 160	9.2
49 × 41 × 40	18 × 17 × 17	80 360	5 202	14.4
43 × 42 × 45	19 × 16 × 17	81 270	5 168	14.7
54 × 43 × 35	19 × 15 × 13	81 270	3 705	20.9
54 × 44 × 40	18 × 16 × 20	95 040	5 760	15.5
58 × 41 × 40	21 × 15 × 15	95 120	4 725	19.1
57 × 47 × 40	22 × 16 × 18	107 160	6 336	15.9
58 × 39 × 55	22 × 16 × 24	124 410	7 448	15.7
65 × 45 × 50	20 × 16 × 20	146 250	6 400	21.9
54 × 36 × 70	22 × 20 × 25	147 420	11 000	12.4
72 × 42 × 50	23 × 18 × 20	151 200	8 280	17.2
81 × 53 × 45	28 × 19 × 20	193 185	10 640	17.2
73 × 59 × 45	22 × 19 × 22	193 815	9 196	20.1

ganglion was then selected for routine study and all groups of cells in part or whole were measured in seven different animals, making a total of 457 cells, with the inclusion of 75 belonging to the fifth order (association?) previously mentioned. The cells of four of these ganglia were first measured for only two diameters, then later two of these were checked the second time in determining the third dimension. In the last three ganglia done, all three dimensions were estimated, so that in five first abdominal ganglia, three from normals (Experiments 9, 10 and 13) and

Table III.

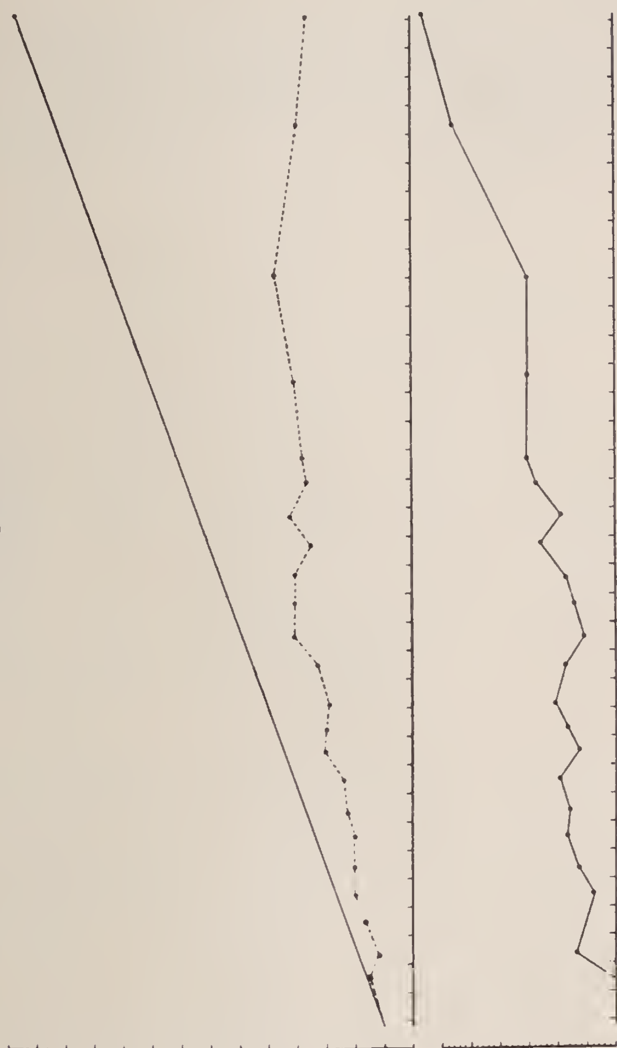
Centro-peripheral motor cells from the first abdominal ganglion of an electrically stimulated animal (Experiment 19).

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleusplasma Coefficient
41 × 36 × 38	17 × 15 × 15	56 088	3 825	13.7
69 × 44 × 40	19 × 16 × 18	121 440	5 472	21.2
59 × 52 × 50	24 × 17 × 20	153 420	8 160	17.8
71 × 50 × 45	19 × 19 × 18	159 750	6 498	23.6
66 × 64 × 40	24 × 18 × 20	168 960	8 640	18.6
72 × 56 × 48	24 × 21 × 23	193 536	11 592	15.7
72 × 49 × 55	23 × 17 × 20	194 040	7 820	23.8
70 × 57 × 50	22 × 22 × 20	199 500	9 680	19.6
68 × 56 × 55	23 × 15 × 28	209 440	9 660	20.6
75 × 42 × 70	21 × 10 × 23	220 500	4 830	44.7
72 × 63 × 75	27 × 26 × 25	340 200	17 550	18.4
77 × 61 × 75	25 × 13 × 22	352 275	7 150	48.3
80 × 70 × 63	27 × 23 × 22	352 800	13 662	24.8
99 × 59 × 68	29 × 24 × 34	397 188	23 664	15.8
83 × 82 × 75	34 × 28 × 30	510 450	28 560	16.9
102 × 56 × 110	25 × 14 × 40	628 320	14 000	43.9

two from exercised animals (Experiments 18 and 19), all possible cells were fully measured, a total of 280, leaving 177 in the class of early measurements in which only two diameters were taken. As samples, two series are offered of centro-peripheral motor cells which are not otherwise illustrated, one from Experiment 10, not artificially stimulated, and one from Experiment 19, stimulated by electricity (Tables II and III).

While these results brought out the general points of the constancy of the nucleus-plasma coefficients among resting or early active types, the upset in favor of the cytoplasm in advanced activity as well as

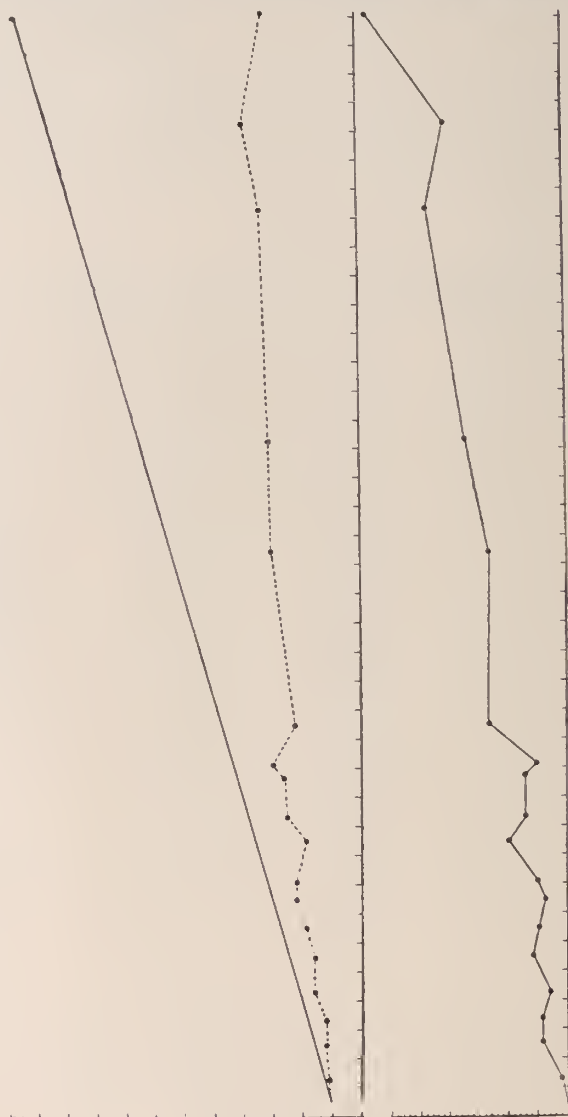
the more advanced activity of the stimulated animals, the number of cells in each group from the one ganglion was too small to make any



Text Figure 2.

averages or to demonstrate conclusively certain finer intermediate shifts, which, however, were indicated by their presence in the same relative position in the course of activity if they appeared at all. The next step, therefore, was to measure a large number of cells of the same sub-group

from all ganglia of an animal. Those belonging to the thoracic and oesophageal were kept separate from the abdominal until the series was

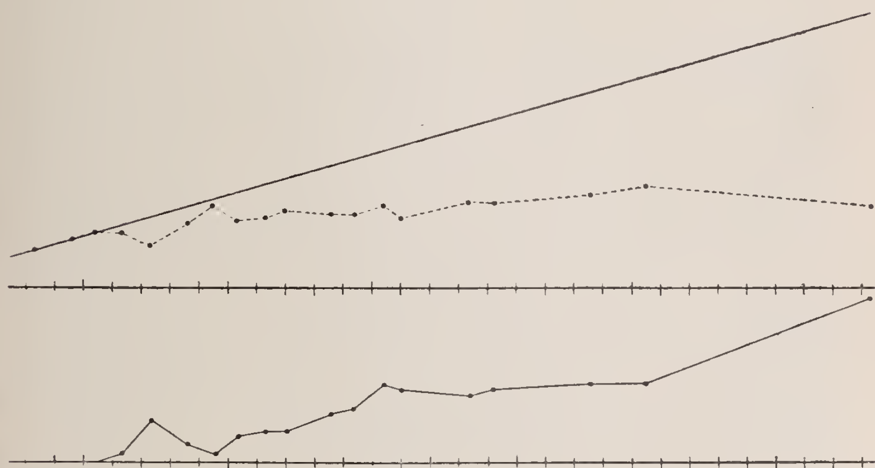


Text Figure 3.

completed for the sake of the certainty that their volumes and their relations followed identical courses. Of these series, there are four: of central motor cells, one of 115 cells from Experiment 9, a normal animal (Table IV, Text Fig. 2) and one of 82 cells from Experiment 23 (abdominal

ganglia only, Table V, Text Fig. 3), stimulated in the water-wheel; of sensory cells, one series of 100 centro-peripheral and one of 50 central from Experiment 13, not artificially stimulated (Tables VI and VII, Text Fig. 4). In addition there are 33 in Table I of central motor cells from the supraoesophageal ganglia of seventeen animals and 30 in Table VIII from fifteen new-born. These figures, namely 392 above and 457 before mentioned, make up the total after deducting those repeated again in Table I (4) or already included under the first abdominal ganglion of Experiment 9 (14).

Text Figure 4.



Comparison of the stimulated with the normal animals. — The point is to be made first that increase in size of the cell, though not of the nucleus, goes pari passu with the degree of activity. It is on this basis that it is legitimate to arrange the cells in each table according to their progressive increase in size and to make this arrangement the foundation of the curves of activity (Text Figs. 2, 3 and 4, upper, continuous line cell body, dotted line nucleus). In addition to the facts already indicated in the section on the argument for the correlation of the size changes with functional activity, the general state of edema and chromatin consumption was noted in a large number of cells along with the measurements and increase of size was found to correspond closely with the severity of these changes. Furthermore, there is the analogy with the Purkinje cell, in which increase in size is one of the main features of progressive activity.

Table IV.

Central motor cells from all ganglia of an undisturbed animal (Experiment 9).

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleus-plasma Coefficient	Average Volume of Cells	Average Volume of Nuclei	Nucleus-plasma Coefficient
[1] 49 × 37 × 35	21 × 16 × 15	63 455	5 040	11.6			
46 × 38 × 38	21 × 16 × 19	66 424	6 384	9.4			
48 × 33 × 43	20 × 14 × 18	68 112	5 040	12.5			
54 × 36 × 38	21 × 13 × 20	73 872	5 460	12.5	70 157	5 506	11.7
48 × 36 × 43	20 × 16 × 17	74 304	5 440	12.7			
47 × 37 × 43	21 × 18 × 15	74 777	5 670	12.2			
49 × 35 × 55	19 × 16 × 19	75 600	5 776	12.1			
49 × 39 × 40	19 × 16 × 20	76 440	6 080	12.4			
57 × 45 × 30	28 × 18 × 15	76 950	7 560	9.0			
48 × 36 × 45	20 × 17 × 20	77 760	6 800	10.4			
54 × 47 × 35	22 × 16 × 20	88 830	7 040	11.6	84 872	6 841	11.4
52 × 38 × 45	20 × 16 × 19	88 920	6 080	13.6			
40 × 57 × 40	22 × 20 × 18	91 200	7 920	10.5			
58 × 46 × 35	22 × 18 × 18	93 380	7 128	12.1			
54 × 39 × 45	21 × 18 × 19	94 770	7 182	12.2			
52 × 45 × 43	22 × 18 × 20	100 620	7 920	11.7			
49 × 48 × 45	22 × 19 × 18	105 840	7 524	13.1			
58 × 44 × 43	23 × 20 × 19	109 736	8 740	11.6			
59 × 42 × 45	24 × 17 × 20	111 510	8 160	12.7	113 066	8 642	12.1
61 × 43 × 45	23 × 21 × 20	118 035	9 660	11.2			
[1] 59 × 52 × 40	23 × 22 × 18	122 720	9 108	12.5			
60 × 41 × 50	24 × 17 × 23	123 000	9 384	12.1			
51 × 51 × 48	19 × 17 × 15	124 448	4 845	24.7			
59 × 40 × 53	23 × 17 × 20	125 080	7 820	15.0			
64 × 36 × 55	24 × 18 × 22	126 720	9 504	12.4			
56 × 48 × 48	21 × 18 × 20	129 024	7 560	16.1			
58 × 41 × 55	22 × 15 × 20	130 790	6 600	18.8			
54 × 54 × 45	21 × 19 × 17	131 220	6 783	18.4	132 913	6 979	18.0
71 × 41 × 45	21 × 16 × 18	130 995	6 048	20.7			
61 × 46 × 48	23 × 18 × 20	134 688	8 280	15.3			
53 × 53 × 48	17 × 17 × 19	134 832	5 491	23.6			
[1] 66 × 51 × 43	21 × 17 × 19	144 738	6 783	20.3			
61 × 57 × 43	24 × 21 × 14	149 511	7 056	20.2			
67 × 48 × 48	23 × 19 × 23	154 368	10 051	14.3			
64 × 51 × 48	26 × 21 × 20	156 672	10 920	13.3			
58 × 51 × 53	21 × 16 × 19	156 774	6 384	23.6	163 915	9 171	16.9
60 × 49 × 55	23 × 14 × 23	161 700	7 406	20.8			
61 × 51 × 52	24 × 22 × 18	161 772	9 504	16.0			

[1] In order, these cells are represented by Figures 1—6.

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleus-plasma Coefficient	Average Volume of Cells	Average Volume of Nuclei	Nucleus plasma Coefficient
67 × 44 × 55	24 × 19 × 22	162 140	10 032	15.2			
74 × 63 × 35	31 × 21 × 15	163 170	9 765	15.7			
67 × 46 × 55	23 × 20 × 22	169 510	10 120	15.8	163 915	9 171	16.9
76 × 46 × 50	24 × 19 × 23	174 800	10 488	15.7			
59 × 57 × 53	22 × 16 × 20	178 239	7 040	24.3			
63 × 59 × 48	23 × 21 × 19	178 416	9 177	18.4			
65 × 52 × 53	25 × 21 × 20	179 140	10 500	16.1			
63 × 48 × 60	22 × 19 × 22	181 440	9 196	18.7			
57 × 50 × 65	24 × 20 × 23	185 250	11 040	15.8			
74 × 42 × 60	24 × 20 × 23	186 480	11 040	15.9			
[1]) 65 × 49 × 60	29 × 24 × 19	191 100	13 224	13.4	188 127	11 154	15.9
71 × 51 × 53	22 × 19 × 23	191 913	9 614	19.0			
69 × 43 × 65	25 × 21 × 25	192 855	13 125	13.7			
66 × 46 × 65	25 × 21 × 25	197 340	13 125	14.0			
69 × 52 × 55	25 × 23 × 20	197 340	11 500	16.2			
74 × 57 × 50	23 × 23 × 22	200 900	11 638	16.3			
71 × 48 × 60	26 × 22 × 20	204 480	11 440	16.9			
72 × 46 × 63	21 × 21 × 23	208 656	10 143	19.6			
68 × 52 × 60	27 × 21 × 19	212 160	10 963	18.3			
68 × 48 × 65	25 × 21 × 23	212 160	12 075	16.6	210 551	10 875	18.4
62 × 49 × 70	22 × 21 × 19	212 660	8 778	23 2			
83 × 54 × 48	28 × 22 × 19	215 136	11 704	17.4			
71 × 53 × 58	27 × 19 × 20	218 254	10 260	20.3			
85 × 49 × 55	27 × 18 × 20	229 075	9 720	22.6			
73 × 58 × 55	32 × 19 × 20	232 870	12 160	18.2			
74 × 53 × 60	28 × 22 × 17	235 320	10 472	21.5	238 462	11 476	19.8
64 × 62 × 60	23 × 20 × 23	238 080	10 580	21.5			
73 × 64 × 53	26 × 22 × 23	247 616	13 156	17.8			
59 × 56 × 75	24 × 19 × 28	247 800	12 768	18.4			
83 × 51 × 60	23 × 22 × 25	253 980	12 650	19.1	259 315	12 562	19.6
79 × 67 × 50	27 × 21 × 22	264 650	12 474	20.2			
64 × 74 × 60	26 × 23 × 22	284 160	13 156	20.6	288 933	13 058	21.1
74 × 63 × 63	24 × 20 × 27	293 706	12 960	21.7			
85 × 60 × 60	27 × 23 × 25	306 000	15 525	18.7			
79 × 58 × 68	27 × 21 × 25	311 576	14 175	21.0	312 979	16 425	18.1
103 × 52 × 60	29 × 27 × 25	321 360	19 575	15.4			
81 × 58 × 70	27 × 24 × 24	328 860	15 552	20.1	330 517	15 936	19.7
103 × 43 × 75	34 × 16 × 30	332 175	16 320	19.4			
83 × 73 × 58	27 × 23 × 23	351 522	14 283	23.6			
104 × 68 × 50	28 × 24 × 22	353 600	14 784	22.9	354 111	15 631	21.7
81 × 70 × 63	31 × 23 × 25	357 210	17 825	19.0			

[1] In order, these cells are represented by Figures 1—6.

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleus-plasma Coefficient	Average Volume of Cells	Average Volume of Nuclei	Nucleus-plasma Coefficient
85 × 69 × 65	31 × 27 × 24	381 225	20 088	18.0			
79 × 75 × 65	29 × 24 × 30	385 125	20 880	17.4			
77 × 72 × 70	28 × 24 × 25	388 080	16 800	22.1	389 912	18 588	20.0
97 × 62 × 65	33 × 23 × 27	390 910	20 493	18.1			
87 × 76 × 60	28 × 26 × 22	396 720	16 016	23.1			
76 × 63 × 83	28 × 22 × 28	397 404	17 248	22.0			
99 × 75 × 55	29 × 27 × 28	408 375	21 924	17.6			
81 × 62 × 83	29 × 26 × 33	416 826	24 882	15.8	414 467	22 535	17.4
82 × 75 × 68	32 × 26 × 25	418 200	20 800	19.1			
89 × 69 × 70	31 × 28 × 25	429 870	21 700	18.8			
110 × 81 × 50	38 × 23 × 25	445 500	21 850	19.4	441 732	22 317	18.8
73 × 79 × 78	30 × 26 × 30	449 826	23 400	18.2			
87 × 73 × ?	34 × 26 × ?	463 623	22 984	19.2			
91 × 68 × 75	29 × 24 × 25	464 100	17 400	25.6	466 123	21 551	20.6
86 × 68 × 80	32 × 26 × 29	467 840	24 128	18.4			
98 × 87 × 55	34 × 29 × 22	468 930	21 692	20.6			
95 × 73 × 70	33 × 27 × 23	485 450	20 493	22.2			
74 × 74 × 90	28 × 25 × 30	492 840	21 000	22.5	492 157	19 291	24.5
76 × 69 × 95	26 × 21 × 30	498 180	16 380	29.4			
99 × 66 × 83	32 × 28 × 35	510 962	31 360	16.3			
70 × 84 × 88	29 × 24 × 25	517 440	17 400	28.7	516 881	22 920	21.6
98 × 73 × 73	32 × 25 × 25	522 242	20 000	25.1			
96 × 84 × 68	32 × 26 × 24	548 352	19 968	26.5	548 620	20 447	25.4
103 × 73 × 73	31 × 25 × 27	548 887	20 925	25.2			
106 × 72 × 73	29 × 23 × 25	557 136	16 675	32.4	568 031	20 518	27.2
93 × 75 × 83	35 × 24 × 29	578 925	24 360	22.8			
95 × 76 × 85	32 × 28 × 28	613 700	25 088	23.4			
97 × 76 × 85	36 × 20 × 28	626 620	20 160	30.1	634 929	22 783	26.9
93 × 89 × 78	32 × 27 × 30	645 606	25 920	23.8			
111 × 62 × 95	31 × 23 × 28	653 790	19 964	31.8			
[1] 97 × 71 × 105	31 × 26 × 35	723 135	28 210	24.6	726 203	26 255	26.7
111 × 90 × 73	36 × 27 × 25	729 270	24 300	29.0			
92 × 71 × 125	34 × 26 × 30	816 500	26 520	29.8			
97 × 94 × 95	28 × 28 × 27	866 210	21 168	39.9	858 519	21 232	39.4
[1] 114 × 89 × 88	29 × 24 × 23	892 848	16 008	54.7			
103 × 90 × 103	36 × 23 × 25	954 810	20 700	45.1	954 810	20 700	45.1

[1] In order, these cells are represented by Figures 1—6.

Table V.

Central motor cells from the abdominal ganglia of an animal stimulated in the water-wheel (Experiment 23).

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleus-plasma Coefficient	Average Volume of Cells	Average Volume of Nuclei	Nucleus-plasma Coefficient
51 × 39 × 43	23 × 18 × 18	85 527	7 452	10.5			
50 × 45 × 40	20 × 19 × 18	90 000	6 840	12.1	88 562	7 151	11.4
49 × 46 × 40	22 × 19 × 17	90 160	7 160	11.5			
62 × 33 × 50	26 × 13 × 24	102 300	8 112	11.6			
53 × 45 × 45	21 × 21 × 18	107 325	7 938	12.5			
57 × 44 × 43	26 × 19 × 19	107 844	9 386	10.4	108 922	8 051	12.5
50 × 41 × 55	20 × 18 × 19	112 750	6 840	15.5			
62 × 41 × 45	21 × 20 × 19	114 390	7 980	13.3			
66 × 38 × 50	27 × 14 × 15	125 400	5 670	21.1			
53 × 44 × 55	24 × 20 × 19	128 260	9 120	13.0			
55 × 45 × 50	21 × 18 × 20	133 720	7 560	16.7			
66 × 51 × 40	23 × 21 × 14	134 640	6 762	18.9			
58 × 48 × 50	22 × 19 × 22	139 200	9 196	14.1	139 278	8 444	15.5
58 × 49 × 50	24 × 21 × 20	142 100	10 080	13.1			
59 × 51 × 48	23 × 21 × 19	144 432	9 177	14.7			
48 × 41 × 75	24 × 17 × 19	147 600	7 752	18.0			
58 × 44 × 58	24 × 19 × 22	148 016	10 032	13.8			
56 × 46 × 58	23 × 18 × 22	149 408	9 086	15.4			
58 × 52 × 50	21 × 19 × 22	150 800	8 778	16.2			
		155 208	9 108	15.9			
58 × 56 × 48	23 × 22 × 23	155 904	11 638	12.4			
61 × 43 × 60	23 × 20 × 20	157 380	9 200	16.1	159 104	9 667	15.5
77 × 52 × 40	26 × 22 × 15	160 160	8 580	17.6			
66 × 37 × 68	23 × 19 × 24	166 056	10 488	14.9			
69 × 46 × 53	26 × 19 × 20	168 222	9 880	16.0			
69 × 59 × 43	23 × 22 × 22	175 053	11 132	14.7	182 169	11 650	14.6
71 × 62 × 43	26 × 26 × 18	189 286	12 168	14.6			
93 × 62 × 35	31 × 26 × 15	201 810	12 090	15.7			
71 × 57 × 53	25 × 22 × 23	214 491	12 650	15.9	213 567	11 811	17.1
85 × 55 × 48	27 × 22 × 18	224 400	10 692	20.0			
78 × 58 × 50	26 × 22 × 25	226 200	14 300	14.8			
61 × 59 × 65	26 × 19 × 28	233 935	13 832	15.9			
72 × 63 × 53	28 × 24 × 20	240 408	13 440	16.9	238 029	13 683	16.4
75 × 59 × 55	24 × 23 × 22	243 375	12 144	19.0			
71 × 51 × 68	28 × 21 × 25	246 228	14 700	15.7			
86 × 54 × 55	27 × 25 × 22	255 420	14 850	16.2	261 588	15 923	15.4
58 × 47 × 98	24 × 21 × 30	257 148	15 120	16.0			

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleus-plasma Coefficient	Average Volume of Cells	Average Volume of Nuclei	Nucleus-plasma Coefficient
83 × 57 × 55	26 × 26 × 24	260 205	16 224	15.0	261 588	15 923	15.4
69 × 61 × 65	27 × 24 × 27	273 585	17 496	14.5			
83 × 53 × 63	27 × 22 × 20	277 137	15 950	16.4	277 137	15 950	16.4
82 × 53 × 70	27 × 19 × 27	305 220	13 851	21.0	313 995	13 825	21.7
87 × 53 × 70	25 × 23 × 24	322 770	13 800	22.4			
76 × 69 × 60	27 × 24 × 23	330 372	14 904	21.2	344 000	17 610	18 5
83 × 69 × 60	29 × 25 × 20	343 620	14 500	22.7			
86 × 62 × 65	29 × 25 × 25	346 580	18 175	18.0			
78 × 54 × 83	29 × 25 × 29	349 596	21 025	15.6			
78 × 69 × 65	34 × 26 × 22	349 830	19 448	17.0			
96 × 62 × 60	31 × 26 × 22	357 120	17 732	19.2	365 690	18 384	18.9
91 × 63 × 63	27 × 29 × 24	361 179	18 792	18.2			
88 × 61 × 68	29 × 24 × 24	365 024	16 704	20.9			
86 × 72 × 60	32 × 31 × 20	371 520	19 840	17.7			
82 × 67 × 68	29 × 26 × 25	373 608	18 850	18.8			
87 × 79 × 55	32 × 29 × 23	378 015	21 344	16.7	378 015	21 344	16.7
79 × 69 × 75	29 × 21 × 23	404 575	14 007	27.8	412 335	15 714	25.2
88 × 42 × 118	24 × 17 × 34	411 348	13 872	28.7			
91 × 67 × 68	29 × 26 × 25	414 396	18 850	21.9			
79 × 60 × 73	32 × 21 × 24	419 020	16 128	24.9			
94 × 62 × 87	31 × 20 × 28	507 036	17 360	28.2	560 757	21 559	25.0
91 × 82 × 70	29 × 23 × 25	522 340	16 675	30.3			
91 × 72 × 80	32 × 21 × 33	524 160	22 176	22.6			
92 × 73 × 83	27 × 27 × 29	557 428	21 141	25.3			
104 × 75 × 73	26 × 26 × 25	569 400	16 900	32.7			
88 × 83 × 78	33 × 29 × 24	569 712	22 968	23.8			
102 × 80 × 70	32 × 30 × 25	571 200	24 000	22.8			
83 × 79 × 90	39 × 23 × 30	590 130	26 910	20.9			
89 × 84 × 80	33 × 28 × 25	598 080	23 100	24.9			
96 × 89 × 70	29 × 28 × 30	598 080	24 360	23.6			
103 × 70 × 85	26 × 26 × 32	612 850	21 632	27.9	658 611	22 222	28.0
97 × 91 × 73	32 × 29 × 32	644 171	29 696	20 7			
101 × 81 × 83	34 × 24 × 25	679 023	20 400	32.3			
120 × 97 × 60	33 × 26 × 20	698 400	17 160	39.7			
118 × 65 × 105	43 × 18 × 33	805 350	25 542	30.5	855 582	26 508	31.3
106 × 81 × 98	31 × 26 × 30	841 428	24 180	33.8			
107 × 95 × 85	36 × 31 × 28	864 025	31 136	26.7			
96 × 84 × 109	34 × 25 × 32	878 976	27 200	31.3			
117 × 66 × 115	36 × 17 × 40	888 030	24 480	35.3			

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleus-plasma Coefficient	Average Volume of Cells	Average Volume of Nuclei	Nucleus-plasma Coefficient
112 × 78 × 105	37 × 22 × 34	917 280	27 676	32.1			
107 × 92 × 95	34 × 26 × 32	935 180	31 488	28.6	932 943	28 334	31.9
106 × 96 × 93	33 × 27 × 29	946 368	25 839	35.6			
111 × 89 × 103	32 × 29 × 25	1 017 532	23 200	42.8	1 026 391	22 731	44.2
101 × 82 × 125	33 × 24 × 29	1 035 250	22 262	45.5			
[1]117 × 89 × 115	23 × 15 × 30	1 197 495	10 380	114.4	1 197 495	10 380	114.4

For the sake of the simplicity to be obtained by considering all the tables and curves together, a comparison will first be made between average normal animals and those stimulated in order to emphasize the fact that they differ only in degree and extent of their respective changes. According to the last paragraph, the sizes sufficiently represent the changes and degree of activity. The animals of Experiment 9 (Table IV, Text Fig. 2) and of Experiment 23 (Table V, Text Fig. 3) were of the same size. The same size is more convenient, but it is to be remembered that the comparison can be irrespective of that, considering the relative increase above the respective resting cell in any case. Comparing these tables, the smallest cell of Experiment 23 is nearly one third larger than that of Experiment 9, and though the largest cell is but slightly larger than that of Experiment 9, there are six cells approximating it in size, though the largest of Experiment 9 is alone. As only abdominal ganglia are considered in Experiment 23, it is to be stated that all the cells from Experiment 9 just compared are also abdominal ganglion cells. There are three cells of the next largest group from Experiment 9, five from Experiment 23 (all abdominal ganglion cells). At the other end, in Experiment 9, there are twenty-two cells out of one hundred and fifteen in the first three groups of resting and early active cells; in Experiment 23, there are eight out of eighty-two, and the earliest group has disappeared. This last statement is corroborated by the way a striking change in the nucleus-plasma relation occurs in both at exactly the same point of size (Group 4, Table IV and Group 3, Table V). In short, the condition is exactly that which would occur if every cell were shoved along, some a little more, some a little less, in a definite course — each is comparatively more advanced than in the normal. Again, as examples from the

[1] This cell is represented in Figure 7. Curve in Text Figure 3 was drawn before it was added.

first abdominal ganglion series, the centro-peripheral motor cells in Tables II and III may be taken, representing respectively Experiment 10, an unstimulated animal, and Experiment 19, stimulated by electricity. The weight of the animal was not taken in Experiment 10 (killed on the bank of the stream) but its size was noted according to a comparative scale and it is true it was smaller than Experiment 19, not, however, over one third. If it were even smaller, it would not explain away the disproportion between the two largest cells in both series, those of Experiment 19 being triple the size of Experiment 10. And at the beginning, opposed to the four cells with low nucleus-plasma coefficients in Experiment 10 there is only one and it somewhat doubtful, in Experiment 19. Again, with the exception of the first cell, all the cells of Experiment 19 are highly advanced as compared with the normal. Just as characteristic are the not only higher but more irregular coefficients at the end. Several cells are approaching exhaustion. Comparing lastly all the unpublished series from the first abdominal ganglion of Experiment 19 with those of Experiment 9, animals of the same size, the largest cells and the smallest cells average nearly twice as large in the former. So far as the detailed study by measurements is concerned, all the stimulated animals are definitely the more advanced. Yet, considering the severity and long continuance of the experimental process, the cells, considered collectively, are far from exhaustion. The only conclusion is that the cells are slow of reaction and strong of endurance. The exhaustion of individual cells would seem to be likely a matter of localization.

The statement of the normal nucleus-plasma relation. — The groups of smallest cells in each of the series presented may be seen to have a nucleus-plasma coefficient that averages, whatever the size of the cell, a practically constant number, namely about eleven. And the figures for the individual cells range for the most part between ten and twelve and in fact show less variation than is to be found anywhere else in the series. This fact is the more remarkable when the variations in the sizes not only of the different types in the same animal but of the same type in different animals are considered. Further, in the several series from the first adominal ganglion, the same figures resulted in every series beginning with an evident resting or closely related type. Specifically, this was the case in the three normal animals in nine out of the possible twelve series from all four types. In other words, in every animal the cell body of the resting cell of the four main types of neurons is the same number of times larger than its nucleus, whatever the size of the cell. In 1903 Richard Hertwig stated his nucleus-plasma relation

Table VI.

Centro-peripheral sensory cells from all ganglia of an undisturbed animal (Experiment 13).

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleus-plasma Coefficient	Average Volume of Cell	Average Volume of Nuclei	Nucleus-plasma Coefficient
36 × 23 × 19	14 × 11 × 8	15 732	1 232	11.8			
[1])31 × 23 × 25	13 × 12 × 10	17 825	1 560	10.4	17 486	1 360	11.9
28 × 27 × 25	13 × 11 × 9	18 900	1 287	13.7			
31 × 27 × 25	13 × 11 × 12	20 925	1 716	11.2			
34 × 27 × 25	13 × 12 × 10	21 114	1 560	12.5			
33 × 26 × 25	14 × 12 × 10	21 450	1 680	11.2			
33 × 26 × 25	15 × 13 × 10	21 450	1 950	10.0	21 852	1 792	11.2
34 × 27 × 25	16 × 12 × 12	22 950	2 304	9.0			
43 × 27 × 20	14 × 11 × 10	23 220	1 540	14.1			
33 × 31 × 25	14 × 13 × 10	25 550	1 820	13.0			
36 × 27 × 27	14 × 12 × 10	26 244	1 680	14.6			
35 × 27 × 28	17 × 14 × 10	26 460	2 380	10.1			
35 × 23 × 33	15 × 10 × 14	26 565	2 100	11.6			
34 × 28 × 28	17 × 14 × 11	26 656	2 618	9.2			
34 × 27 × 30	15 × 12 × 14	27 540	2 520	9.9			
41 × 24 × 28	14 × 13 × 13	27 552	2 366	10.6	27 636	2 274	11.2
43 × 26 × 25	16 × 13 × 13	27 950	2 704	9.3			
43 × 23 × 28	16 × 12 × 12	27 962	2 304	11.0			
36 × 26 × 30	16 × 14 × 10	28 080	2 240	11.5			
42 × 27 × 25	14 × 13 × 13	28 350	2 366	11.0			
41 × 28 × 25	16 × 13 × 10	28 700	2 080	12.8			
38 × 31 × 25	16 × 13 × 12	29 450	2 496	10.8			
41 × 26 × 28	15 × 12 × 12	29 848	2 160	12.8			
37 × 28 × 29	16 × 13 × 12	30 044	2 496	11.0			
41 × 21 × 35	14 × 14 × 13	30 135	2 548	10.8			
34 × 27 × 33	14 × 13 × 12	30 294	2 366	11.8			
38 × 23 × 35	16 × 13 × 13	30 590	2 704	10.3			
41 × 27 × 28	16 × 12 × 13	30 996	2 496	11.4			
37 × 29 × 30	14 × 13 × 14	32 190	2 548	11.6			
39 × 36 × 23	17 × 16 × 9	32 292	2 448	12.2	32 494	2 625	11.4
42 × 28 × 28	15 × 13 × 13	32 928	2 535	11.6			
36 × 28 × 33	14 × 14 × 13	33 264	2 548	12.1			
36 × 31 × 30	13 × 12 × 13	33 480	2 028	15.5			
46 × 30 × 25	16 × 16 × 13	34 500	3 328	9.4			
46 × 30 × 25	17 × 14 × 14	34 500	3 332	9.4			
40 × 29 × 30	16 × 12 × 14	34 800	2 688	11.9			
41 × 34 × 25	16 × 14 × 12	34 850	2 688	11.9			

[1]) In order, these cells are represented in Figures 18—21.

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleus-plasma' Coefficient	Average Volume of Cell	Average Volume of Nuclei	Nucleus-plasma Coefficient
41 × 26 × 33	16 × 14 × 13	35 178	2 912	11.1			
41 × 31 × 28	13 × 11 × 12	35 588	1 716	19.7			
44 × 27 × 30	19 × 11 × 12	35 640	2 508	13.2			
45 × 23 × 35	14 × 12 × 14	36 225	2 352	14.4	36 736	2 553	13.4
42 × 31 × 28	15 × 14 × 14	36 456	2 940	11.4			
42 × 29 × 30	17 × 13 × 10	36 540	2 210	15.5			
[1] 39 × 28 × 35	17 × 14 × 13	38 270	3 094	11.3			
43 × 31 × 30	16 × 14 × 12	39 990	2 688	13.9			
41 × 33 × 30	14 × 10 × 10	40 590	1 400	27.9			
49 × 34 × 25	17 × 14 × 10	41 650	2 380	16.5	41 787	2 092	19.0
44 × 28 × 35	16 × 13 × 12	43 120	2 496	16.3			
37 × 37 × 33	15 × 12 × 12	45 177	2 160	19.9			
43 × 36 × 30	16 × 15 × 14	46 440	3 360	12.8			
43 × 27 × 40	16 × 15 × 15	46 440	3 600	11.9			
44 × 32 × 34	16 × 13 × 14	47 872	2 912	15.4			
47 × 34 × 30	18 × 14 × 10	47 940	2 520	18.0			
41 × 36 × 33	17 × 15 × 12	48 708	3 060	15.0	48 224	3 018	15.0
38 × 37 × 35	16 × 13 × 13	49 210	2 704	17.2			
44 × 34 × 33	18 × 15 × 14	49 368	3 780	12.1			
42 × 31 × 38	17 × 14 × 14	49 476	3 332	13.9			
46 × 31 × 35	18 × 13 × 14	49 910	3 276	14.2			
43 × 27 × 43	16 × 13 × 12	49 923	2 496	19.0			
39 × 34 × 38	17 × 16 × 14	50 388	3 808	12.2			
38 × 34 × 40	17 × 14 × 15	51 680	3 570	13.5			
38 × 34 × 40	17 × 15 × 17	51 680	4 335	10.9			
[1] 48 × 37 × 30	16 × 14 × 12	53 280	2 688	18.8			
41 × 29 × 45	19 × 15 × 19	53 505	5 415	8.9	52 989	3 689	13.4
45 × 35 × 34	15 × 15 × 12	53 550	2 700	18.8			
46 × 39 × 30	16 × 14 × 17	53 820	3 808	13.1			
47 × 33 × 35	14 × 13 × 17	54 285	3 094	16.5			
40 × 36 × 38	18 × 15 × 14	54 720	3 780	13.5			
43 × 32 × 40	17 × 14 × 14	55 040	3 332	15.6			
46 × 30 × 40	17 × 12 × 15	55 200	3 060	17.4			
43 × 34 × 38	17 × 15 × 14	55 556	3 570	14.6	56 459	3 183	16.7
41 × 36 × 38	14 × 13 × 14	56 088	2 548	21.0			
47 × 31 × 40	18 × 14 × 14	58 280	3 528	15.5			
42 × 31 × 45	17 × 12 × 15	58 590	3 060	18.1			
49 × 44 × 28	18 × 14 × 14	60 368	3 528	16.1			
37 × 31 × 53	17 × 15 × 17	60 791	4 335	13.2	61 959	3 368	17.4
44 × 42 × 33	15 × 13 × 13	60 984	2 535	23.1			

[1] In order, these cells are represented in Figures 18—21.

Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleus-plasma Coefficient	Average Volume of Cell	Average Volume of Nuclei	Nucleus-plasma Coefficient
46 × 36 × 38	17 × 17 × 12	62 928	3 468	17.1	61 959	3 368	14.4
54 × 26 × 45	17 × 11 × 15	63 180	2 805	21.5			
63 × 36 × 28	17 × 16 × 13	63 504	3 536	16.9			
43 × 38 × 40	16 × 15 × 14	65 360	3 360	18.5	65 440	3 584	17.3
52 × 36 × 35	17 × 16 × 14	65 520	3 808	16.2			
47 × 44 × 35	17 × 14 × 12	72 380	2 856	24.3	73 031	3 382	20.6
50 × 33 × 44	16 × 12 × 15	72 600	2 880	24.2			
[1] 50 × 42 × 35	17 × 17 × 14	73 500	4 046	17.2			
51 × 38 × 38	18 × 16 × 13	73 644	3 744	18.7			
57 × 38 × 35	16 × 12 × 15	75 810	2 880	25.3	77 125	3 442	21.4
53 × 41 × 34	17 × 17 × 15	76 055	4 335	16.5			
42 × 38 × 48	17 × 16 × 14	76 608	3 808	19.1			
53 × 53 × 20	19 × 14 × 10	78 652	2 660	28.5			
43 × 27 × 68	18 × 14 × 14	78 948	3 528	21.4			
51 × 46 × 35	17 × 16 × 14	82 110	3 808	25.6	82 110	3 808	25.6
58 × 42 × 35	17 × 14 × 14	85 260	3 332	24.6	85 260	3 332	24.6
58 × 42 × 40	18 × 16 × 15	97 440	4 320	21.6	97 230	4 176	22.3
49 × 44 × 45	18 × 16 × 14	97 020	4 032	23.1			
49 × 46 × 45	17 × 17 × 14	101 430	4 046	24.1	101 430	4 046	24.1
55 × 48 × 45	19 × 18 × 13	118 800	4 446	25.7	118 800	4 446	25.7
58 × 41 × 53	19 × 17 × 17	126 034	5 491	22.0	127 529	4 785	25.7
56 × 48 × 48	17 × 16 × 15	129 024	4 080	30.6			
54 × 49 × 63	17 × 17 × 14	166 698	4 046	40.2	166 698	4 046	40.2

theory, "For every cell there exists a certain definite relation of nuclear mass to cell mass which may be represented by the formula N/P." This now well-known theory needs no discussion save in a summing up of its status in reference to the nerve cell. Hertwig indeed was cautious in extending this conception to those cells which possess nuclear materials outside the nucleus (1908).

This nucleus-plasma relation may be profoundly altered, as stated by Hertwig, by uninterrupted function, starvation and changes of temperature. Excluding those effects due to function, in otherwise normal nerve cells, it has been found by the writer to hold invariably for the normal, that is, the resting cell, in widely scattered types of cells both

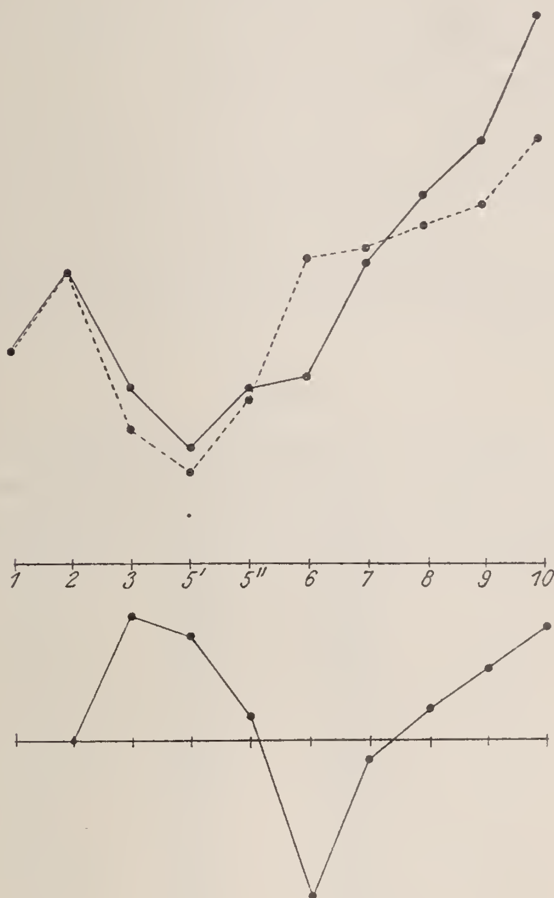
[1] In order, these cells are represented in Figures 18—21.

phylogenetically and ontogenetically. For identical types in a species, such as the Purkinje cell of the cerebellum, upon which the first extensive measurements were made from the dog, it is regarded as no longer a theory but a fact. Not only do these cells in the same dog have a constant and definite nucleus-plasma norm, but the same relation among them so far as the data go has been found to hold for different animals of the species. This has been confirmed by two of my students for this cell in the rabbit. In the Purkinje cell of man, it has been demonstrated to apply to the resting cells of one case, though it has not been extended to other individuals of the species. Unless there has been egregious error, in the cells of *Cambarus* not only corresponding cells of the same type in different animals but the majority of cells of all types, that is, both main sensory and motor groups, start with a uniform nucleus-plasma relation represented by a constant coefficient figure. This of course is a much broader application than stated above for the dog where it was limited to the same type. Even in the crayfish, however, there are cells undoubtedly of nervous function which have a different nucleus-plasma norm and from observation it is apparent that in phylogenetically higher ranks of animals there is a greater difference. The relation, constant though it would appear to be among corresponding cells of a species, evidently differs for different degrees of specialization. If the constancy of the relation be correct for primitive cells, it would seem that the change in relation is a most significant fact in differentiation.

It is to be noted next that this same constant relation not only applies to the individuals and averages of the smallest groups but that it is maintained subsequently during a considerable increase in their size. That is, the increase of size of both these elements is for a time in exactly the same proportion. Consequently, the curves representing this relation remain a straight line (Text Figs. 2 and 4, lower), while the figures in Table VII, which is not represented by a curve, vary too little to constitute an exception, if allowance be made for the smaller number of cells averaged. In Experiment 23 (Table V, Text Fig. 3), it is to be remembered that the smallest cell is itself advanced in activity and if corresponding groups be compared in it and Experiment 9, the constancy of the relation will be seen to hold to the same point of increase of volume. In Experiment 9 (Table IV, Text Fig. 2) and in Experiment 13 (Table VI, Text Fig. 4), the constant relation is maintained up to double the size of the smallest cell. These figures alone might not be considered conclusive for this point, but the identical findings from the Purkinje cell of three species leave no doubt as to its accuracy. The stage of initial

activity with its progressive hyperchromatism is accompanied by an increase in size of cell and nucleus in the same proportion (Text Fig. 5, Stages 1 to 2). Nor is this increase inconsiderable as may be illustrated by the fifty per cent increase over the normal size that took place in

Text Figure 5.



the human case. Up to a certain point of activity then the nucleus-plasma relation is unchanged. Whether or not this represents the strictly normal limits of functional activity, it affords a sharp anatomical delimitation.

It is true that some of these initial variations in the size of cells probably represent variations in the size of resting types rather than a state

of activity. It is not to be expected that the resting cells of any type are of an exact uniform size but it is not possible to distinguish them from activity in its early stages in the crayfish. There is, indeed, actual evidence from cells approaching exhaustion that the upward limits of size increase vary considerably and hence the lower limits must vary as well. But that this alone is sufficient to explain the results when these are considered in the light of the later process as well as in the light of the Purkinje cells, whose normal variations in the size of its resting type are more definitely defined, is not reasonable.

The upset of the nucleus-plasma relation in prolonged activity. — The evidence points to the fact that the size of the cell body progressively increases without marked fluctuations. This is not true of the nucleus. As may be seen from all the curves, a sudden shift occurs at the same relative point in favor of the cytoplasm from the straight line of the constant relation just described for resting and early active types. From a cell body about eleven times larger than the nucleus, the next

Table VII.

Average volumes and coefficients from fifty central sensory cells from all ganglia of same animal and grouped as Table VI.

Number of Cells in Group	Average Volume of Cells	Average Volume of Nuclei	Nucleusplasma Coefficient
2	42 768 [1]	4 039	9.6
3	46 548	3 686	11.6
4	51 890 [1]	3 932	12.2
4	58 601 [1]	3 397	16.3
3	60 787	4 510	12.5
9	67 192 [1]	4 811	13.0
2	70 532	4 785	13.7
2	77 446	4 607	15.8
1	80 360	4 845	15.6
4	92 603	5 472	15.9
4	97 183	5 870	15.6
1	103 456	6 783	14.3
3	107 373	6 250	16.2
2	112 430	5 794	18.4
2	125 898	7 633	15.5
1	135 468	8 800	14.4
1	199 056	6 783	28.3
1	227 715	8 360	26.2
1	258 300	10 051	24.7

[1] In order, Figures 13—16 are taken from these groups.

larger groups of cells are found to be from fifteen to nineteen times larger than the nucleus. The first point to determine is whether this is due to the nucleus remaining stationary while the cell body continues to enlarge or whether the nucleus adds actually to the disproportion by itself becoming smaller. The latter is undoubtedly the full explanation. In three of the series (Tables IV, VI and VII) the nucleus averages smaller than in the preceding group, while in Experiment 23 (Table V) it is about the same size. More trustworthy than this is the comparison of the number of individual cells whose nuclei are smaller than the smallest in the preceding group, occasionally ranking rather with the resting nuclei. For example, in Table IV, there are seven out of eleven. Certainly in no other place in the process do they show anything but an increase over the normal. It was this striking characteristic in certain cells of the first abdominal ganglion that first called attention to the probable existence of this type. Observation alone in favorable cases is sufficient to determine the fact of size disproportion (Figs. 3, 10, 15 and 20). Frequently, these cells are to be noted as characterized not only by a smaller nucleus but by a denser and deeper staining nuclear substance.

This shrinkage of the nucleus and the consequent shift in the nucleus-plasma relation is undoubtedly the homologue of what occurs in higher cells in more pronounced fashion. Hodge first (1892, 1894), Mann (1895), Lugaro (1895), Valenza (1896), Pergens (1896, 1897), Odier (1898), Pick (1898), Holmgren (1900), and Pugnat (1901), in fact practically all the investigators have noted the existence of shrunken, irregular, even crenated nuclei in cells similarly though in less degree affected, though their interpretations have varied widely. Hodge, Odier, Pergens, Pick and Valenza correctly regarded it as significant and indicative of an early state of fatigue. In the work on the Purkinje cell, the consideration of its relative state of hyperchromatism and its size relations corroborate this view, to mention only the morphological arguments. After the initial increase of size (Text Fig. 5) both the cell body and the nucleus diminish to Stage 5 which is the Hodge type and represents the minimum of shrinkage. But the nucleus shrinks relatively more, so that while the absolute size of the cell may be smaller than of the resting type, the nucleus-plasma relation becomes greatly in favor of the cytoplasm.

In the crayfish cells the nucleus is not irregular nor uneven, the striking point of difference from the vertebrates which have been studied, nor is the contour of the cell more irregular than may be the case in other stages. But the earlier conceived idea of the total absence of the

Hodge type had to be renounced as a result of the measurements. It does exist definitely, though it is not so pronounced. The shrinkage of the nucleus, always the predominant feature, is there if that of the cell body is not, and at the same relative place, so that the very exact identity of the crayfish nucleus-plasma curve with that of the Purkinje cell is maintained to this point.

In the Purkinje cell, following this minimum of shrinkage, there begins toward the latter part of this same stage the secondary enlargement of the cell which continues to the end of the process (Text Fig. 5, Stage 5″). The first indication of it is the edema of the nucleus. So much more rapidly and intensely does this proceed in the nucleus than in the cell body that in the next stage the nucleus-plasma relation becomes shifted actually in favor of the nucleus. As may be seen in the curve from man (Text Fig. 5), this Stage 6 in the lower curve falls well below the base line. After this stage, the enlargement of the nucleus proceeds more slowly, while on the contrary the ratio of enlargement of the cytoplasm approaches, passes and continues to exceed that of the nucleus. Consequently, the relation as illustrated by the lower curve becomes progressively more in favor of the cytoplasm from Stage 6 to the end.

This general trend is repeated by the curves from the crayfish. The nucleus, following the last stage of nuclear shrinkage, takes on a more rapid access of size than the cell body. More commonly the individual sizes of the nuclei and hence the averages are noticeably increased. Consequently, the nucleus catches up with the cell body as is shown by the smaller figures for the nucleus-plasma coefficients and the disproportion which existed is reduced. It is most striking in all the curves that while the rise of the nucleus-plasma curve to this maximum tends to be abrupt, its decline is gradual, taking place through several stages. The fall of the curve is so uniform in its occurrence and so distinct as compared with later variations that it must be homologous with that for the Purkinje cell and have the same significance.

In one particular the respective courses of the Purkinje cell and the crayfish cell are not identical. In the Purkinje cell it is apparent as well as substantiated by measurement that the edema begins in the nucleus. While it makes itself evident from measurement in the crayfish nucleus at the same point, as just stated, it is to be noted that it usually appears in the cytoplasm earlier, even before the shrinkage occurs. The writer is inclined to believe that this difference is more apparent than real, for increased fluid is certainly passing through the cell body of the Purkinje cell, even if it is not so clearly demonstrable as in the nucleus.

From this point, the nucleus-plasma relation shows a rising trend just as in Text Figure 5 from man. Its slowness indicates that an equilibrium is well maintained despite the now greater demand of the cytoplasm upon the nucleus. The fluctuations of the curves when its general course is considered must be largely due to the insufficient number of cells to give an exact average. This tendency toward equilibrium is the more remarkable in that it holds for much the greater period of subsequent activity. Toward the end, the curves take a much sharper course upward, which is more noticeable when individual figures are examined. This is the indication of approaching exhaustion in the sense of failure of immediate capacity and power of response to present demand.

In all of the curves it is to be noted that this further upset is not only due to the enlargement of the cell body but to a final decrease in nuclear size. The presence of such cells as the three largest in Table IV, the three largest in Table V — the last one, with a nucleus-plasma coefficient of 114,4 being illustrated in Figure 7 — and the largest cell in Table III are examples sufficient to prove this. There is no possibility of error in the general truth. The nucleus has lost substance and is dwindling to complete exhaustion. The finding of such cells prior to the extreme limits of the series is important in explaining irregularities of the tables and figures which are unavoidable. They show that cells of the same type, which as already pointed out may vary in original size within certain limits, also vary and are limited as to their final capacity of enlargement. When the full series is scrutinized with this in mind, it explains adequately the over-lapping between consecutive groups, though from the uniformity of the curves, conformity to the average is much more common than departure from it. Again, this final decrease in size of the nucleus finds its equivalent in the Purkinje cell. In some measurements on the final stages of exhaustion in that cell, the same thing was noted, though the observations were not carried far, as the dechromatinization of the nucleus is sufficient to show its exhaustion. It is extremely valuable in *Cambarus*, for no cells as yet have been stimulated to the point of absolute exhaustion and dechromatinization, characterized by breaking up of the karyosome and the passing out of its chromatin. As to how close they are to that, the diminution in size of the karyosome, represented for every series in Figures 7, 12, 17 and 22, is indicative and significant. For the crayfish cells, the latest stages observed show that the end of immediate capacity is not far off, even without the objective finding of the final stage of disintegration of the karyosome, so that they have been carried sufficiently far for present

purposes. The largest size of the cell body is associated with the maximum of loss of substance, and with this there is the volumetric decline of the nucleus. This proves for the latter not only an absolute loss of substance but a loss of power to elaborate new substance, a power so conspicuous in the beginning of the process. The cell, from quantitative changes, has come to a qualitative deterioration of both nucleus and plasma. It is at this point in the Purkinje cell, when it is unable to elaborate more chromatin, that the chromatin of the karyosome disintegrates and is consumed. From the same progressive upset of the nucleus-plasma relation in favor of the plasma, the nucleus must be regarded in the case of the crayfish cell also as coming to absolute immediate exhaustion first, while the balance of capacity is left on the side of the plasma. For the Purkinje cell, this has been abundantly borne out by the dechromatinization of the nucleus and by the course of recuperation in which the nucleus lags behind both in size and renewal of its own peculiar chromatin.

The nucleus-plasma relation in foetal and infantile animals. — Further corroboration of the data relating to the nucleus-plasma norm was sought in the transition from the embryonic period to that of full functional activity. The more particular end sought was to determine whether such cells as the so uniformly enlarged central motor pair in the supra-oesophageal ganglion (Table I) did not at least start with the nucleus-plasma relation common to this and other types. For these cells have not been observed yet in a resting state, — in fact, on the contrary, those nearest to it are comparatively highly active. Sufficient examples have been observed to show that finding them in an approximately resting condition will be fortuitous and exceptional, and their development best affords their connection to the standard normal and finally proves their identity with others considered of the same type. This would seem to admit of logical explanation, for they must be taken as representatives of the cells that are most commonly involved in the ordinary activities of life and hence have undergone hypertrophy to keep pace with the physiological demand. While the indications that even they are not continuously under strain but have periods of rest and recovery will be taken up in the next section, the data points more decidedly to their more continuous activity. Cells in other locations which are more uniformly found considerably hypertrophied owe that in all likelihood to the same reason, though as a matter of fact several identically located cells in the first abdominal ganglion of each of five animals were proved to fluctuate just as the central motor type in Table I.

Table VIII.

The pair of central motor cells from the supra-oesophageal ganglia of embryos and new-born.

Estimated Age.	Diameters of Cell	Diameters of Nucleus	Volume of Cell	Volume of Nucleus	Nucleus-plasma Coefficient
Just prior to birth; removed from shell.	36 × 30 × 30	17 × 15 × 15	32 400	3 825	7.5
	33 × 33 × 35	20 × 14 × 15	38 115	4 200	8.1
	43 × 24 × 33	19 × 16 × 18	34 056	5 472	5.2
	58 × 22 × 33	21 × 16 × 18	42 108	6 048	6.0
	41 × 33 × 35	19 × 16 × 15	47 355	4 560	9.4
	46 × 31 × 33	20 × 14 × 18	47 058	5 040	8.3
Hatched from one to two days.	40 × 30 × 34	18 × 16 × 15	40 800	4 032	9.1
	38 × 32 × 43	20 × 14 × 18	52 288	5 040	9.4
	44 × 31 × 30	19 × 14 × 14	40 920	3 724	10.0
	43 × 37 × 30	21 × 15 × 14	47 730	4 410	9.8
	36 × 31 × 38	19 × 15 × 18	42 408	5 130	7.3
	44 × 32 × 38	19 × 14 × 19	53 504	5 054	9.6
	48 × 27 × 35	21 × 17 × 18	45 360	6 426	6.1
	42 × 39 × 33	21 × 18 × 17	54 054	6 426	7.4
	52 × 25 × 43	22 × 16 × 18	55 900	6 336	7.8
	51 × 34 × 35	19 × 17 × 17	60 690	5 491	10.5
	48 × 36 × 38	20 × 18 × 15	65 664	5 400	11.2
	54 × 34 × 38	21 × 17 × 17	69 768	6 069	10.5
About one week, independent of mother.	54 × 23 × 43	21 × 16 × 17	53 406	5 712	8.4
	69 × 22 × 45	23 × 15 × 15	60 700	5 175	10.7
	59 × 27 × 38	19 × 17 × 14	60 534	4 522	12.4
	48 × 32 × 40	18 × 18 × 19	61 440	6 156	9.0
	52 × 28 × 45	20 × 18 × 18	65 520	6 480	9.1
	58 × 33 × 35	20 × 18 × 17	66 992	6 020	10.1
	58 × 33 × 35	22 × 17 × 15	66 990	5 610	10.8
	61 × 31 × 37	19 × 18 × 15	69 967	5 130	12.6
	43 × 34 × 45	22 × 19 × 15	65 790	6 270	9.5
	56 × 38 × 35	21 × 19 × 18	74 480	7 182	9.4
	57 × 34 × 40	22 × 19 × 17	77 520	7 106	9.9
	56 × 36 × 40	22 × 19 × 19	80 640	7 942	9.2

These central motor cells in the supra-oesophageal ganglion of the embryo and new-born afford just as convenient an object of investigation as in the adult. Even before birth they stand alone in their extent of development and serve as their own section mark of identification. Longitudinal sagittal sections of the embryos or of the heads of the larger young animals are the most suitable. The data of these measurements are set forth in Table VIII. The first group of three pairs of cells are from embryos from the same mother, freed from their egg shell when apparently just about to hatch. The next group of six are young removed from two other animals which had been hatched from one to two days as nearly as could be determined. There is no need to separate them, for the differences in size within the same nest are as great as between the two. The third group consists of young ones which had left the mother and were freely swimming in the aquarium about a week after hatching. These varied in size, the largest being not over seven and one half millimetres. While it does not affect the point in hand, unfortunately the conditions were unfavorable: first as regards the animals themselves in that the tap water was too cold and hampered greatly their development; second several hatchings of different ages became mixed. Consequently though material up to three weeks was examined chance has afforded no more advanced development than the maximum in the table and search appeared a waste of effort.

So far as they go the results confirm the logical expectation that even the most hypertrophied cells start on the same plane as others of their type. In the embryonic group, the nucleus-plasma relation is comparatively more in favor of the nucleus. In the next group are to be noted the irregularities of transition to functional activity, while in the last group the uniform relation has been fairly well attained. This relation, just as in the results from the adult cell, holds constant for an increase of total cell size to at least double the average size at birth.

It will be noted that the figures for the nucleus-plasma coefficients throughout tend to run slightly lower than for the adult cell. This would find satisfactory explanation in Popoff's (1908) findings that the effect of cold is to disturb the balance in favor of the nucleus. Having no comparison with young animals under normal conditions, the associated absolute enlargement of both cell and nucleus cannot be connected therewith. Several points are at once suggested by these and other measurements made which will be passed over to await more normally conserved and orderly material.

The seasonal variations of cell states and the indications of recovery.

It is in a certain seasonal variation that the only correlation of the inner cell states with the known outward functional condition has been observed so far or indeed considered in the crayfish. Comparison of animals of all ages killed late in the Fall gave the impression of rather surprisingly advanced and general changes, more noticeable in the general survey in the sensory cells. Of the animals secured in the Spring, to control these observations, a certain number do show decidedly a more rested condition. On the contrary, those that do not exhibit this appear to be in a worse condition than the Fall animals, a statement which is true particularly of the very young and probable yearlings. These observations would agree with the locally observed fact that a number of crayfish may be caught at any time during the Winter, though the majority appear to retire to their burrows. Whether, however, such variations might not occur at other times the data is not in hand to determine. The point is that it affords additional evidence of the shifting states of the cell and indication that the recovery necessary to complete the cycle of activity does take place. Further, if the index cells in Table I be compared, there can be no question that the high activity manifest in the size of the youngest recedes or further function would soon be impossible, so near are they to the maximum limit. Otherwise, however, this particular table does not illustrate the return to rest, as already indicated in the preceding section, and the observations above are upon abdominal ganglia. Localization, in the sense of implying functional demand, determines the amount of work and the chance to rest.

Just as in the Purkinje cell (1911a) a certain number of recovery cells are to be found in any normal animal, indicating previous activity, so in the crayfish these are to be expected. A peculiar type of cell whose significance has been so interpreted is represented in Figure 24. The pericellular edema is marked, yet the edge of the cell substance does not show the usual fading transition but is sharply differentiated and compact. The periphery of the cytoplasm is not only exceedingly irregular but for some distance in is more or less meshed with clear spaces, an appearance which might be expected when the achromatic reticulum persistent in the edema, as in Figures 17 or 21, begins to accumulate substance anew. As probably it is not the rule in this primitive cell for it to be driven as close to exhaustion before the incidence of recovery, the lagging behind of the nucleus in size and accumulation of chromatin would not likely be so conspicuous as in the Purkinje cell, as it actually

is not in the comparatively scanty numbers of these cells observed. The most positive indication of such significance for this type is the fact that examples of it have been found belonging to both the sensory and to the motor (as Fig. 24) groups. The interpretation must remain tentative until tested by experiment of overactivity with adequate time for recuperation.

Deductions regarding the mechanics of nerve cell activity — the relation of the size changes to the formation of chromatin.

This discussion will be made in terms of the idea as expressed by Richard Hertwig (1902) of the mutual interdependence and interchange of materials between the cell body and the nucleus as specifically related to the formation of chromatin. More incidentally, as the main evidence rests upon the Purkinje cell elsewhere discussed fully, it will tend to substantiate as a natural corollary the doctrine particularly advocated by Richard Goldschmidt as to the existence in the cytoplasm of certain cells of a permanent though fluctuating supply of extra-nuclear, functioning nuclear material. The discussion will bear particularly upon the former from the side of the further evidence from measurements of the reciprocal action between the cell body and its nucleus. That the resulting product, the chromidial apparatus, is immediately derived through the mediation of the nucleus, this will furnish contributory though indirect evidence. The intra- and extra-nuclear basic chromatic substance of the primitive crayfish cells does not afford in any shifts in its local distribution objective evidence which directly admits of an interpretation of the nuclear origin of the extra-nuclear portion. In these cells, so far as activity has been carried, though it is to be noted that that is not to absolute exhaustion, the chromatin, excepting that belonging to the karyosome, is throughout localized in the cytoplasm and is not linked to the nucleus by any transitions of formed chromatin from one to the other, as in certain stages of activity of the Purkinje cell. Outside of the karyosome, no formed chromatin appears within the nucleus, and the final step, the disintegration of the karyosome, has not been observed. However, the status of the nerve cell in possessing such an attribute in the so-called Nissl substance seems more firmly grounded than for any other cell.

As the points of correspondence between the Nissl substance and chromidial apparatus have been taken up in previous papers and the literature cited, they need merely be summarized.

a) The embryological origin from the nucleus.

b) The staining reaction.

c) The micro-chemical tests of the diffusion of nucleins.

d) The morphological shifts in the distribution that occur in function, namely, the disappearing of formed chromatin in certain stages from within the nuclear membrane in association with a limited further continuance of the cytoplasmic supply in the hyperchromatic stages, or in association with its reappearance at two later periods when the cell is approaching exhaustion.

e) The similar role to that postulated for the chromidial apparatus as regards functional activity. It is used up during work and replenished during rest.

It is claimed that the nerve cell, far above any other cell, is the best criterion of the essential principles of Goldschmidt's doctrine. As it has been expressed, "Of all such substances, the chromatic substance of nerve cells, so labile in character and so sensitive in reaction, already long connected in the opinion of many directly with the functional expression of the cell and so readily subjected to experiment, is perhaps the best and most obvious type for investigation." And it appears, unless the writer is unduly prejudiced, that the trend of opinion among those investigators who are particularly concerned with the nerve cell is most strongly toward some such conception, whether specifically expressed in the exact terms of it or not.

On the contrary, as a doctrine of universal application, it is meeting with strong opposition. While as regards this side I am not in position to have an opinion, the general conception cannot be sweepingly denied or unduly depreciated until certain evidence from the nerve cell has been viewed and tested from all sides and I desire only to call attention to this evidence and its source. There can be no argument until there is an adverse opinion upon this. At the time of writing, the latest summing up of the evidence for and against from the side of the opposition is by v. Kemnitz (1912). As a result of his micro-chemical studies upon the cell metabolism of *Ascaris lumbricoides* he regards the nuclear nature of the chromidial apparatus as »Zum mindestens höchst problematisch«. Limiting the review of the work in general to the purpose just indicated, a statement of v. Kemnitz appears to afford a fair point of introduction — »Es bleiben daher nur die genetischen Beziehungen zum Kern, d. h. direkte Beobachtungen von Chromatinaustritt im Verein — zum mindestens im Zweifelsfalle — mit unzweideutigen mikrochemischen Reaktionen, als Kriterium dessen, was man als Chromatin zu betrachten

hat.« In fact, the lack of direct observation of chromatin discharge appears to be his main argument from the morphological side, and if it be universally true, justifiably so. That such an observation is not directly afforded by the primitive cells of *Cambarus*, and probably still more unlikely by those of *Ascaris*, I grant freely, nor is it afforded so far as my observations on nerve cells go by presumably even more differentiated cells, even so high in the scale as the spinal ganglion cells of man. That this must have a bearing upon the interpretations of other primitive cells than nerve cells there can be no question. But it is a different matter for the acme of differentiation, the cortical cells of cerebellum or cerebrum. Of course this is not an observation of the active passage of chromatin, save to the extent that the disappearance of chromatin from within the nuclear membrane is associated with a reappearance in the plasma, but is not that sufficiently convincing when it happens at several independent stages of the process? How else is to be interpreted, when the resting nucleus has absolutely no formed chromatin save in the karyosome, that in the hyperchromatic stages it masses up within the nucleus after the onset of activity and after the cytoplasm is full and then later disappears, coincidently with an obvious need for this excess in the cytoplasm as shown by its peripheral dissolution? How else is the same thing to be interpreted in the stage of secondary reappearance, where starting with no chromatin at all in the cell outside the karyosome, the cell advances along with a size increase to a formation inside and about the nuclear membrane? Or why in the final stages of a continuous process should the karyosome undergo disintegration, whose fragments have been observed at various points toward the nuclear membrane and collected just within it? The passing out of these particles as such has not been followed but after this a tertiary renewal of extra-nuclear chromatin has been repeatedly observed in many exhausted animals to persist with a chromatin-free nucleus. Or why should the basic staining substance be precipitated within the nuclear membrane in an active recovery as it sometimes is? In this connection, an observation originally made by Holmgren (1900) of the basophile character of the nuclear membrane in activity is worthy of note as occurring in periods of increased nuclear activity in the Purkinje cell. These are not merely objective differences in distribution occurring haphazardly and interpreted on their face value. It is measurement placing them at discrete and constant stages of a continuous process which gives them their significance.

This is true of what formed chromatin occurs within the nuclear membrane. As a matter of fact, the visualization of the chromatin in

the Purkinje cell does not take place within the nuclear membrane when it is not formed in immediate excess, as is the case also in the crayfish cells throughout the process. But this is not conceived in the light given by the other to make any necessary difference in the connection of the nucleus therewith — the nucleus furnishes similar substances in the same way as will be further elaborated. Nor does it make any difference in regard to the mechanics of formation to be described that it be modified chemically after or even before its discharge, which Goldschmidt (1909) conceded and which v. Kemnitz says the chromatin discharge presupposes. While the evidence from staining of course proves nothing regarding its exact chemical nature, the difference in tinctorial reaction is so marked, for example, between the beginning and the end of the process as to point strongly to differences in composition or quality of this substance considered by itself. Hence if it is originally modified chromatin, as seems indeed most likely, exhaustive activity produces greater modifications. On the other hand, I should like to know the results at the hands of a competent micro-chemist of the comparison between the intra- and extra-nuclear chromatin during the initial stages of hyperchromatism, when the product is at its best and when part of it being within the nuclear membrane is conventionally chromatin.

May it be understood that I have laid very little dependence upon the staining reaction, much less upon a specific chromatin stain by itself and have regarded it as entirely secondary to the morphological and experimental evidence and only corroborative in so far as it shows an allied substance. But that there are indications from another point of view of fundamental chemical differences underlying the question of chromatin in general will be taken up later in a more appropriate place.

There is just one point in regard to the work of v. Kemnitz that even without any first hand knowledge of his material one cannot pass over. In addition to the metachromatic filaments, he describes for certain body muscle cells "prochromatin" granules outside of the nucleus but in its vicinity whose identity with chromatin he does not question. His interpretation of these is that, quite reversely to a nuclear discharge, a chromidial formation in the sense of Goldschmidt, they represent a chromatin synthesis from the plasma destined for the nucleus and on their way to nuclear absorption. As a possible mechanism for this absorption, he connects, though with reserve, certain peculiar hood-shaped appearances of the supportive peri-nuclear reticulum as a process of formation of a new nuclear membrane. At any rate, he thinks a new nuclear membrane is formed which includes the old nucleus together with

the prochromatin granules. This now enlarged nucleus he would correlate as a functional growth in HERTWIG's sense. Without criticising the objective finding of a new nuclear membrane by itself, the interpretation of it as a part of functional growth seems to me far-fetched. Where else has functional growth of the nucleus, to say nothing from the view of the present findings on nerve cells, been found to take place by dropping the old and acquiring a new membrane, like the crayfish itself changes its shell? It may take place but it would be most peculiar and restricted as an example of nuclear growth and needing to connect cytoplasmic chromatin with true nuclear growth by any such gross physical methods invalidates the assumption of the direction of this chromatin. Chromatin new building in the nucleus must most remotely depend to say the least on bodily incorporating it from the cell body.

The only other evidence offered in proof of his contention that this extra-nuclear chromatin is passing toward the nucleus is in the fact that close to the membrane it is finely divided, farther away in greater masses and balls, which is so interpreted because the finest division favors the passage through the nuclear membrane. As Nissl granules in their last analysis, which was first pointed out by HELD (1895), are most finely granulated, yet anywhere in the cell may be aggregated into clumps and masses of varying size, this does not of itself prove one direction of transit more than the other. It seems more likely instead of being formed in large masses to break down again to go in that, passing out in small particles, they naturally aggregate into larger clumps if not immediately consumed. In denying the nuclear origin of chromatin which he admits as present in the plasma, he offers only meagre and not unassailable evidence of its passage in the reverse direction.

The connection of the nucleus with the process as proved by its size relations and varying amount of substance permit a word which tends toward harmonizing of opinion regarding the question of chromatin synthesis in the cytoplasm with or without the passage of the product to the nucleus as analyzed by v. KEMNITZ. As stated, the visualization of the chromatin does not occur within the nuclear membrane in the cells of *Cambarus* nor in the major part of the process in the Purkinje cell. It is only in sufficient number of stages in the latter cell to give the morphological clue to its origin that it is precipitated just within or just without that membrane. That it is being formed continuously there can be no doubt. The nuclear substance then destined for the synthesis must itself pass out and the synthesis occurs actually in the plasma, probably, from the more general massing about the nucleus, in its imme-

diate vicinity but not necessarily. The point is not that the chromatin must be fully formed within the nucleus, it is that the nucleus takes a necessary share in its formation which it can accomplish as well by furnishing the material to the cytoplasm. In this sense I grant a chromatin synthesis in the plasma for the nerve cell. To restrict the entire process of formation to the inside of the nuclear membrane would not accord with the facts. But wherever it is formed, inside in a more active elaboration or outside ordinarily, the nucleus furnishes an integral constituent.

While the relation of the changes of size to the formation of chromatin are not as indicated so characteristic in the crayfish cells as in the Purkinje cell, the course of the size variations in both is so remarkably identical that they must have a common significance and purpose. Also, when considered independently, the variations in the amount of chromatin as resulting from the antagonistic processes of formation and consumption, in the degree to which they appear, correspond with the variations in the more differentiated cell. The same indications that the chromatin is a shifting quantity, that its formation is a continuous process are to be found in its progressive increase and its later diminution, which are accompanied first by increase and finally and more significantly by decrease of the nucleolar substance. There is something more specific here than the well-known generalization by Verworn (1891) regarding the interchange between plasma and nucleus. The nucleus gives of its own peculiar and inherent nucleolar substance which is not only objectively apparent but has been proved by measurement, as Figure 7 with the end results in tables and curves can leave no doubt despite the statement of v. Kemnitz that such a thing cannot be proved morphologically. Also there is the same indication of a progressively greater intake by the cell, as found in the edema. Consequently, with such a close correspondence, an interpretation of the significance of the reaction in *Cambarus* may be made in the light of the Purkinje cell.

Without going into the details of the discussion regarding the mechanics of nerve cell activity, which has been fully considered earlier (1910), it is necessary to summarize the deductions for the sake of clearness in comparison. In the resting cell, the relation between the cell body and its nucleus must be one of equilibrium. There is an exact balance among the factors concerned in the formation and consumption of chromatin. On the side of chromatin formation, the first phenomenon of activity is one of over-production, the hyperchromatism. The equilibrium is disturbed in favor of the formation of chromatin and the explanation of it must lie in an initial overactivity on the part of the nu-

cleus. In terms of HERTWIG's theory that each element contributes to the formation of chromatin, while the nucleus takes as much as it gives out, it takes and gives out in excess of the actual need. All the anatomical facts are in accord with this idea. In the next stage, of shrinkage, the nucleus is relatively more affected, the secondary functional hypertrophy begins definitely in the nucleus and finally the nucleus comes to exhaustion first. The first and last of these points are demonstrated by the crayfish cells as well. It is in accord with HERTWIG's findings that the result of functional activity in protozoa is a disturbance of the balance in favor of the nucleus, when the distinction is made that the product of nuclear activity becomes a cytoplasmic structure. And, finally, it is an example of the universal principle of over-response, over-compensation.

HODGE's stage of shrinkage is interpreted as indicating that the capacity of the cell is strained and that the nucleus is relatively more affected. For in the Purkinje cell, the hyperchromatism begins to fade and the consumption of chromatin begins to overtake its production. Then, in order to respond to the undiminished demand made upon it, there comes to the nucleus the necessity for that readjustment of organization, characterized by its edema, which is a true functional hypertrophy. The nucleus takes a sudden access of size, so that in the crayfish cell the nucleus-plasma relation tends to shift in its favor while in the Purkinje cell it actually does so, and the relation becomes volumetrically in favor of the nucleus as it has been in relative amount of chromatin from the beginning (Text Fig. 5, Stages 5″ and 6).

But from the point of view of the cytoplasm, the cell body must furnish materials to the nucleus in proportion to the demand it makes for the chromatin substances. With the advance of consumption of chromatin, which at this point in the Purkinje cell is coming to the temporary using up of the available supply, the cytoplasm makes an increased demand upon the nucleus. This demand retroacting upon itself in the necessity of furnishing the nucleus increased material, functional hypertrophy ensues in the cytoplasm. It takes on access of size and the nucleus-plasma relation swings back toward the equilibrium, which in the crayfish continues to be so well maintained for a long period.

While, however, the chromatin supply of the crayfish cell is not so markedly affected during the progress of these events, it is quite the contrary in the more differentiated cell. When the hypertrophy of both elements reaches a certain grade, its visible result is a renewed outpouring of chromatin, first massed about the nuclear membrane then diffused toward the periphery. This stage of secondary output is sharply

distinguished from the preceding stage which may entirely lack any extra-nuclear chromatin and which invariably averages smaller in size and lower in its nucleus-plasma coefficient. Here it is prëeminently in the process that the purpose of the functional hypertrophy is made manifest. The three go together, the enlargement of the cell, the enlargement of the nucleus and the renewal of chromatin. If the nucleus were not so intimately concerned, why should it not only enlarge but initiate the enlargement? In short, as discussion would be largely a repetition, on the basis of purpose there seems no other probable correlation.

Following the process to the end, as a result of the increasing demand on the part of the cytoplasm, depending on the progressive diminution of nuclear activity, the nucleus-plasma relation comes to be disturbed in favor of the cytoplasm. With complete failure of the nucleus, the inevitable end is its dechromatinization, the final response to the cytoplasmic demand. With the disappearance of every vestige of basic chromatin, exhaustion is reached. But it is the exhaustion of chromatin only, as the essential substance in whose elaboration materials are consumed. The final proof that the extra-nuclear chromatin is the purposeful product of intracellular coordination, the thing to whose formation both the plasma and the nucleus integrate on stimulation, and as such, the source of energy, is to be found in its gradual restoration after rest along with recedence of the cell until the resting type is again reached (1911a). How completely the cell of *Cambarus* corresponds in its approach to exhaustion has already been indicated.

It will conduce to a wider view to enlarge briefly upon the nature and significance of this immediate exhaustion. As previously discussed, it results ultimately from a qualitative deterioration which comes to the protoplasm of nucleus and cytoplasm. But absolute dechromatinization does not stand in the way of complete recuperation. Recuperation rests upon a deeper foundation than that. Given a young and virile animal, recovery after absolute exhaustion may be outwardly at least complete. The inherent power to rebuild and to elaborate its energy-supplying materials is retained. But from repeated overstrains, even among many cells from one single exhausting overstrain, something of this power is lost. After such overstrains or with natural senescence, the distortion of shape, the deficiency in extra-nuclear chromatin, the loss of the karyosome, partial and then complete loss of the nucleus and, finally in senility, the disappearance of many cells mark the limitations of recovery and show the gradual advance of this qualitative deterioration and its results (Dolley, 1911a). It is upon the degree of this qualitative

change and upon its character as temporary or permanent that the extent of recovery depends. Yet in the full tide of its powers, so far as one can see, an immediate exhaustion of energy-supplying materials affects the cell intrinsically but slightly.

Presenting now more fully the side of the crayfish, there is more of an equilibrium between the formation and the consumption of chromatin. After the readjustment in the homologue of the Hodge stage, both plasma and nucleus increase for a long time in very nearly the same ratio, maintaining a remarkably constant nucleus-plasma relation. This equilibrium probably depends upon certain differences in the processes of both formation and consumption. In formation, the intake of the cell appears to be uniform, for the cell steadily increases in size, while in the Purkinje cell the intake is certainly not continuously uniform, as shown by the Hodge stage of shrinkage. Further, there is not the intense hyperchromatism of the Purkinje cell, which can only be referred to the greater lability or sensitiveness of its nucleus. Though for the crayfish cell, if slower, it is more stable. Finally, the nucleus shows less degree of strain when it comes to the Hodge stage of shrinkage.

The difference is more apparent, however, in the process of consumption. Consumption in the Purkinje cell rapidly runs away from the initial over-production as is shown by the fact that from an excess the cytoplasmic chromatin dwindles to the vanishing point comparatively early. This is not a difference due essentially to deficiency of elaboration, for at the start the Purkinje cell shows the greater facility in that. Nothing like this over-consumption occurs in the cells of *Cambarus*. On the other hand, it is to be emphasized that probably it is only most tangibly a difference of consumption, for the extra-nuclear chromatin is restored faster than it is consumed for a long period, since the absolute amount evidently increases well toward exhaustion. Taking the series of Figures 1—7 of the central motor type, the enlargement is evidently due principally to an increase of substance and in much less degree to the edema.

Summing them up, the crayfish cell is characterized by a slower, more continuous formation of a more stable chromatin as contrasted with a more rapid formation of a more shifting and labile chromatin in the Purkinje cell. The differences of elaboration are not those of method but of degree and of quality of the product. If the supply keeps ahead of the demand more uniformly in the crayfish cell, nevertheless there is an extraordinary attempt to accomplish the same thing on the part of the mechanism in the other.

The difference is obviously not one of mechanism. Judging from the identical course of the size changes, from the exactitude of the purpose accomplished and the ultimate effect as regards both chromatin and nucleolar substance, the mechanism works the same way to accomplish the same result. The crayfish cells, both sensory and motor, afford another illustration of the universal unity of the anatomical process underlying function in nerve cells which has been stated elsewhere (1911 b).

If not in the mechanism, the difference must lie in the materials through which the mechanism accomplishes its purpose. In short, it must be inherently chemical. The more positive evidence of that from the anatomical point of view is on the side of the consumption of chromatin. A more unstable, more explosive, more easily oxidizable composition would adequately explain why in the more differentiated cell the supply so rapidly falls short in a continued demand. It cannot be that here more chromatin is required to produce any given discharge of energy and hence disappears more quickly on strain. For example, taking a higher and lower cell involved in the same reflex, such as a motor cell of the cortex and one of the spinal cord, one cannot believe that for each single stimulus the more specialized cell uses two molecules to the one of the other. Yet with an identical mechanism as demonstrated, which for the sake of illustration will be supposed to produce an identical substance, this would have to be to explain the earlier exhaustion in the higher cell. The substances produced must differ in composition. Judging from the comparative states of higher and lower cells in a given physical overstrain, such as over-work of dogs in a treadmill, the lower cell is capable of independent response for a much longer time than at this two to one rate or even in much greater disproportion would exhaust its chromatin. It is the Hodge stage against exhaustion. It takes the cells of *Cambarus* weeks to arrive at what for the Purkinje cell its a matter of hours if continuously stimulated. The less differentiated cells in the higher mammals studied have more the characteristics of the cells of *Cambarus* and a resistance so great that certain physiologists, despite the cell theory, are committed to their inexhaustibility.

But the same chemical differences could be the basis as well of the greater sensitiveness of the nucleus required in composition in the higher cell and the earlier strain of making a more complex product would be expected. It then continues to make the attempt, only the materials are lacking. Granting the significance of the anatomical unity in me-

chanism and in purpose, there is no other resource. Anatomically, specialization in the nerve cell is the accomplishment of the formation of chromatin, which is the work of the cell, more rapidly and within its limits more efficiently. Its actual differences of grade, the possession of these qualities in greater or less degree, would in terms of this concrete conception be placed entirely upon the fundamental chemical basis, which no one doubts is the ultimate and predominant one in the matter of vital dynamics. The morphological changes are put in their proper secondary relation and more light is thrown upon the way chemical reactions display themselves in structure.

With this the inherent nature of its differentiation, it follows that diversity and complexity of function, as manifested in the crayfish, are essentially due to the diversity and complexity of the associational neurons intercalated between the primal ones, which was the ground taken in the analysis of cell types. The primal sensory and motor cells, common as they are to all ganglia, playing unquestionably the predominant role and among themselves on an identical plane in mechanism and in the purpose accomplished by the mechanism must conserve all varieties of sensation and motion. The range of function is a matter of inter-relation and connection between neurons brought about by association cells and not one of varying and peculiar cellular reaction. To the extent to which the unity of mechanism is universal, this can be applied universally. That association is the predominant factor in the evolution of function is a thing of fundamental knowledge as regards itself. But the evidence presented from the side of the nature of the reaction of the nerve cell in this and higher animals is interpreted as pointing to the absolute elimination of inherent differences in specific cellular powers as not at all demanded in explaining the most diverse function. Differentiation is regarded as a matter of relative quality, not one of mode of reaction. Between higher and lower cells there are differences, chemical in nature, so that the former work more rapidly and relative to that more efficiently, but neither accomplishes in its ultimate analysis any more nor any less than the other.

While it is a long step to the exact knowledge stated in chemical formulae, meanwhile the morphological expression of the reactions may be safely expected to extend to a far-reaching interpretation of the relation of cellular dynamics to the outward functional powers and limitations of the individual. In this conception of the dynamics of the nerve cell the writer is fully aware that certain structural elements, perhaps weighty, are apparently neglected and will have to be brought in correla-

tion. However, the principles induced are based upon such fundamental factors in intracellular coordination, factors which are not peculiar to the nerve cell so far as relates to the side of the elaboration of energy, that the subsidiary and correlated nature of possible organelles, peculiar to the nerve cell or to limited types of cells, seems assured. Certainly they have not been given dignity sufficient to stand in the way of an interpretation to their exclusion.

To return now to the discussion of the nature of the chromidial apparatus, the relation of the size changes of the nucleus — its functional hypertrophy — to the enlargement of the plasma and to the renewal of chromatin, if it be correctly conceived, throws new light upon the genesis of such substances, at least in the nerve cell, which is above and beyond dependence upon chromatin morphology alone. In nerve cells, the nucleus takes an active contributory share in the genesis of a plasmatic constituent. Its enlargement, not merely to take something in, but that it may give something out seems the more rational and offers not only an explanation of its functional growth but of chromidial formation as well where it has a functional purpose. In which connection, a point made by Schaxel (1910) is most pertinent: »Man kann, um unbefangen vorzugehen, nicht anders verfahren, als daß man alles das Chromatin nennt, wofür sich deutliche, besonders genetische Beziehungen zum Kern nachweisen lassen, und was das charakteristische tinktoriell-morphologische Verhalten zeigt.« As I interpret his mode of expression, the use of the word "tinktoriell" implies a reserve of latitude in the exact chemical nature of chromatin. At any rate, with a latitude in this regard, the Nissl substance conforms unequivocally to Schaxel's genetic, tinctorial and morphologic prerequisites. But in the existence of variations of chemical composition the morphology of nerve cell activity and its phylogenetic comparison lead one to believe without prejudice and that evidence of actual differences in its derivatives would be found would be expected from this side alone. The union upon a common ground in regard to this question, it seems to me, depends upon the expectation and hence the search of a common basal chemical composition underlying the variations and differences in chromatin and chromatin derivatives, not only among different types of cells but in the same type at different stages of its functional activity, rather than upon emphasizing these differences by themselves. For all nerve cells in their chromatin and its derivatives have something fundamentally essential in common, as displayed by its functional role, but it has a wide range in stability and complexity.

General considerations regarding the significance of the cellular hypertrophy.

Whether or not the specific purpose of the hypertrophy to which the writer is committed will be generally accepted, there can be no question about its general physiological significance. It is an illuminating example as regards the individual cell of functional overgrowth, the work hypertrophy. On the one side is the increased functional demand with adequate nutrition, on the other are the corresponding grades of the reaction. While possibly to some it may seem unreasonable to connect such an excessive overgrowth, from ten to even fifteen times the mass of the resting cell, primarily and essentially with the display of function, to the pathologist, familiar as he is with the overgrowth of uterus or voluntary muscle, of heart or bladder from the same reason, it is not surprising, nor indeed out of proportion. More and more the pathologist has come to recognize its purely physiological nature, within wide limits, in its exemplification of the reserve force and the adaptive faculties of the cell. Finally, it comes to deterioration of the quality of the protoplasm but until then it is normal. In the support of this conception, the ganglion cells of *Cambarus* are in a class by themselves.

It goes without saying that the relationship between growth and function is fully and generally recognized. To quote Adami (1910), "A certain grade of functional activity appears to be essential, not merely for the maintenance of the status quo of the cell, but for its growth." On the other hand, growth is to be looked on as an inherent quality and largely irrespective of function. While in no sense attacking the propriety of this, the relation of the enlarged cell to the resting cell of *Cambarus* immediately suggests an instance in which post-embryonic growth is most intimately dependent upon and related to function and in which the inherent property carries it comparatively only a small way, but function is the determining factor. This does not conflict with the statement above of the inherent property of growth. It merely broadens the limits of functional growth, though any attempt, so far as I can see, at delimitation must await further data.

In one respect, however, sufficient data is in hand to afford a deduction, one though that only makes a distinction in the limited capacity already by common knowledge ascribed to nerve cells. As compared with the cell of *Cambarus*, the Purkinje cell has a much more limited functional growth, if indeed it can be so classified and characterized. Its increase of mass is limited at most to about four times that of the

resting cell. It takes place so quickly and is so early associated with deteriorative changes that it is very doubtfully for the stages after the initial increase of substance to be regarded as true growth. At most, it is very slight, a property that has been lost in its highest differentiation. It has not only gone beyond the power of division (vegetative growth) but its power of functional growth is very restricted. But lower in the scale, the cell of *Cambarus* is a type for study which retains its power of functional growth in most marked degree, a distinction which is important from the opportunities it lays clear.

Summary.

From the analysis of the variations in cell size and nuclear size in different normal animals in relation to the resting cell and of the corresponding grades, first of increase of substance, then later of edema and decrease of extra-nuclear chromatin and nucleolar substance; from the identical sequence of events after experimental hyperstimulation, resulting in forcing all cells to a more advanced state of activity and differing only in the extent of changes and not in the kind; and from the exact correspondence in essential detail of these results with those from the Purkinje cell of mammals, the morphological reaction to functional activity in the ganglion cells of *Cambarus virilis* has been determined as set forth in the following abstract.

For all cells, sensory and motor, there is a fixed type of resting cell from which activity starts and to which subsidence from activity recurs. The size changes are the predominant morphological feature in such primitive cells. On the side of the cytoplasm, from the resting cell to the state approaching exhaustion observed, the cell body steadily and progressively increases in size. On the side of the nucleus, however, fluctuations occur. Up to a point at least double the volume of the resting cell, the cytoplasm and nucleus increase in exactly the same proportion, so that the nucleus-plasma relation remains a constant. After this point the nucleus undergoes a shrinkage, which is a primitive and limited prototype of the shrinkage of both cell body and nucleus, first determined by Hodge for nerve cells. The nucleus-plasma relation consequently shifts abruptly and decidedly in favor of the cytoplasm. Succeeding this there is a disproportionate enlargement of the nucleus which causes the nucleus-plasma relation to tend in turn toward the advantage of the nucleus. This is the prototype of the maximum disproportion in favor of the nucleus at a corresponding stage determined by the writer

for the Purkinje cell, in which the nucleus-plasma relation actually shifts to the advantage of the nucleus, below the normal level. While the access of fluid is not so demonstrated, from the analogy with the Purkinje cell in which nuclear edema is apparent the increase of volume must be mainly due to that. This stage happens, roughly speaking, within three times the volume of the resting cell. An equilibrium is then reached which despite the continued enlargement of both cell body and nucleus is well maintained for a long period of further activity, though the advantage, slowly at first, then more rapidly is accruing in favor of the cytoplasm. Finally, when as for example in one series the total cell volume has reached a size ten times that of the resting cell, there is a more decided upset in favor of the cytoplasm which is due to the ultimate and actual loss of nuclear substance proper. This marks the near approach of exhaustion, though the final stage of dechromatinization of the nucleus, the complete exhaustion as illustrated by the Purkinje cell, has not been obtained experimentally in the primitive cells. The above sequence of changes is common to all types of cells.

Accompanying these size changes, there is first an increase in cell substance proper. For the cytoplasm, this corresponds volumetrically and to a less degree tinctorially to the hyperchromatism which is so pronounced in highly differentiated cells. This functional growth in reaction to physiological stimulation varies in extent in different types of cells, but in all, sooner or later, its capacity fails, and there ensues a progressive loss of substance in the cell body whose maximum is shown in edematous cells, devoid of chromatic material save for a vacuolated peri-nuclear remnant and with only the achromatic reticulum to denote its former existence. This qualitative approach to cytoplasmic exhaustion belongs to its volumetric exhaustion and is to be correlated with the volumetric decline of the nucleus. The volumetric decline of the nucleus denotes indubitably its qualitative decline, even without its final dechromatinization, which as stated has not been observed. From the very close correspondence in their preceding course, this final and for interpretation negligible step is assumed to complete the parallel. On the basis of comparison with the recuperation of the Purkinje cell and from the progressive upset of the nucleus-plasma relation in favor of the cytoplasm, the nucleus must be regarded as coming to absolute immediate exhaustion first with the balance of capacity on the side of the plasma. Functionally, since the course of activity is measured by days or weeks rather than hours, the slowness of reaction and strength of endurance are thereby displayed. The exhaustion discussed is not

to be regarded as final, though by its repetition in the course of a life it may ultimately become so. There are types of cells which are interpreted as recovering and the occurrence of recovery is predicated by analogy and by comparison of cell states in young and old animals and at different seasons.

Conclusions.

The following conclusions are drawn from this and previous work.

On the histological side:

1. Applying the variations due to cellular activity in conjunction with the findings of Retzius as to the arrangement and distribution of fibres in *Astacus fluviatilis*, the neurons composing the nervous system of *Cambarus virilis* consist simply and essentially of a motor and a sensory group, each of which may be divided into a purely central and a centro-peripheral sub-group. A fifth order of cells common to all ganglia was determined from their size and different nucleus-plasma norm which is probably purely associational in function, though the possibility of a greater complexity of its components has not been eliminated for all ganglia.

2. The number of cells of a given type in a ganglion has been found to an extent worthy of note to be a constant for all animals of the species studied.

Regarding the nucleus-plasma relation:

1. For resting cells, of both sensory and motor types, in *Cambarus virilis*, there is a definite relation of nuclear mass to cell mass.

The coefficient of this relation is an identical constant both among the four types of primal resting cells in the same animal and for all animals of the species, whatever their size.

2. From these results on the primitive cells of *Cambarus virilis* and from the same constancy and uniformity of the relation in individual and species which holds for the resting Purkinje cell of mammals as a type of most highly differentiated cell within each of the three species studied as elsewhere presented, the application of Richard Hertwig's nucleus-plasma relation theory appears in conjunction with other evidence to be demonstrated for all nerve cells.

3. As a result of functional activity, the same constant and orderly shifts and final upset of this relation occur in all cells in all animals of the species *Cambarus virilis*.

4. The course of the functional upset duplicates in essential detail the course of the Purkinje cell. This is further evidence for the universal

unity of mechanism which underlies function for all nerve cells throughout the ontogenetic and phylogenetic scale whatever the stimulus as heretofore predicated from personal work and from the correlation of the results of others.

5. The unity of the nucleus-plasma coefficient among the different types of cells of the primitive animal as contrasted with its heterogeneity among different types in higher animals would appear to be a significant factor in differentiation of nerve cells.

Regarding the Nissl substance as chromidial apparatus:

1. The functional hypertrophy manifest in plasma and nucleus has been connected with the specific purpose of the formation of chromatin in terms of Richard Hertwig's ideas regarding the reciprocal interaction between these elements. The enlargement of the nucleus in its association with the morphology of the intra- and extra-nuclear chromatin gives independent evidence of a genetic relationship between them. The Nissl substance, the cytoplasmic chromatic constituent, of nuclear origin in the sense that it is continuously supplied through the contributory mediation of the nucleus, is the purposeful product of this intracellular coordination and the immediate source of energy. To its formation both the plasma and the nucleus integrate as the single response to any form of stimulation. For the nerve cell, this represents essentially its work on the side of the elaboration and storing of energy and up to the point of its transmutation into the nerve impulse.

Regarding the cellular enlargement in general:

1. The general significance of the enormous cellular enlargement is that of a functional overgrowth, a work hypertrophy.

2. The contrast between this functional overgrowth and the normal inherent growth capacity independent of function, which the resting cell must largely represent, greatly broadens the limits of the capacity of functional growth which can be ascribed to nerve cells. Even the cells so far universally found more or less hypertrophied from their functional localization start at birth from the common resting level with the same constant nucleus-plasma relation. With differentiation, the distinction must be made for nerve cells that this power of functional growth is greatly lessened.

Regarding the nature of differentiation in nerve cells:

1. With a unity of mechanism, chemical differences in the composition of chromatin as the specific substance most directly and essentially involved in supplying energy are necessarily predicated to explain certain

differences in rate and degree of its formation and consumption between extremes of cellular differentiation.

2. Differentiation is a matter of relative quality, not of mode of reaction. The evidence from the side of the nature of the nerve cell's reaction with its unity of mechanism is regarded as indicating the absolute elimination of inherent differences in specific cellular powers as not at all demanded in explaining the most diverse nervous function.

Columbia, Missouri, U. S. A., July 24. 1912.

References to Literature.

Adami, J. G. 1910. Principles of pathology. I. 103.

Dolley, D. H. 1909a. The pathological cytology of surgical shock. I. Jour. Med. Research. XX.

—— 1909b. The morphological changes in nerve cells resulting from overwork in relation with experimental anemia and shock. Jour. Med. Research. XXI.

—— 1909c. The neurocytological reaction in muscular exertion. I. The sequence of the immediate changes in the Purkinje cells. Amer. Jour. Phys. XXV.

—— 1910. The pathological cytology of surgical shock. II. The numerical statement of the upset of the nucleus-plasma relation. Journ. Med. Research. XXII.

—— 1911a. Studies on the recuperation of nerve cells after functional activity from youth to senility. Jour. Med. Research. XXIV.

—— 1911b. The identity in dog and man of the sequence of changes produced by functional activity in the Purkinje cell of the cerebellum. Jour. Med. Research. XXV.

—— 1912. A systematization of certain morbid processes as regards their relation to the central nervous system on the anatomical basis of its functional activity. Cleveland Med. Jour. XI.

Donaldson, H. H. 1895. The growth of the brain. Scribner's N. Y. 192.

Gaule, J. 1889. Zahl und Verteilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Abhandl. der Math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft. XV.

Goldschmidt, R. 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. (Anat.). XXI.

—— 1904. Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. V.

Goldschmidt, R. and Popoff, M. 1907. Die Caryokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk. VIII.

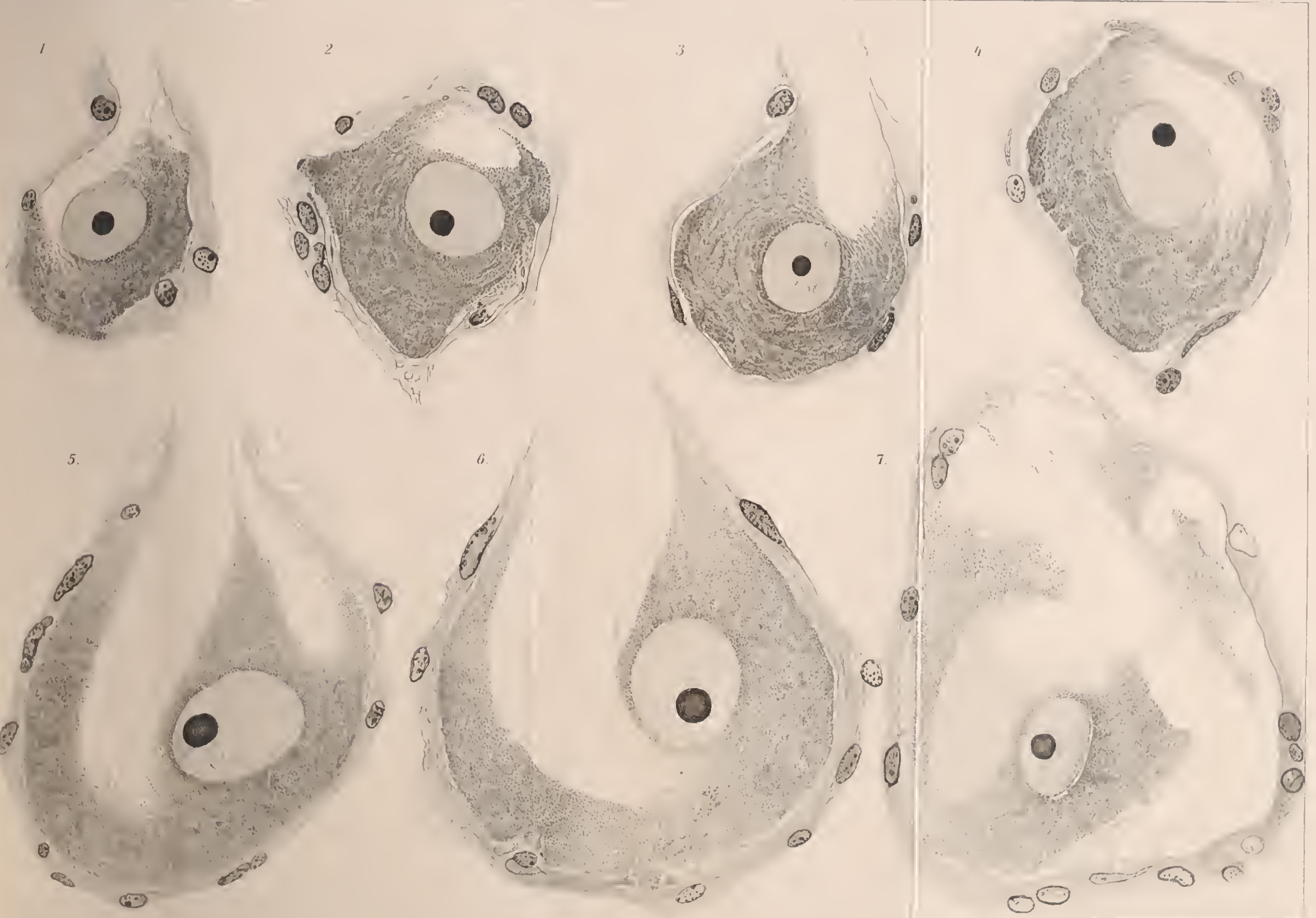
—— 1909. Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellf. IV.

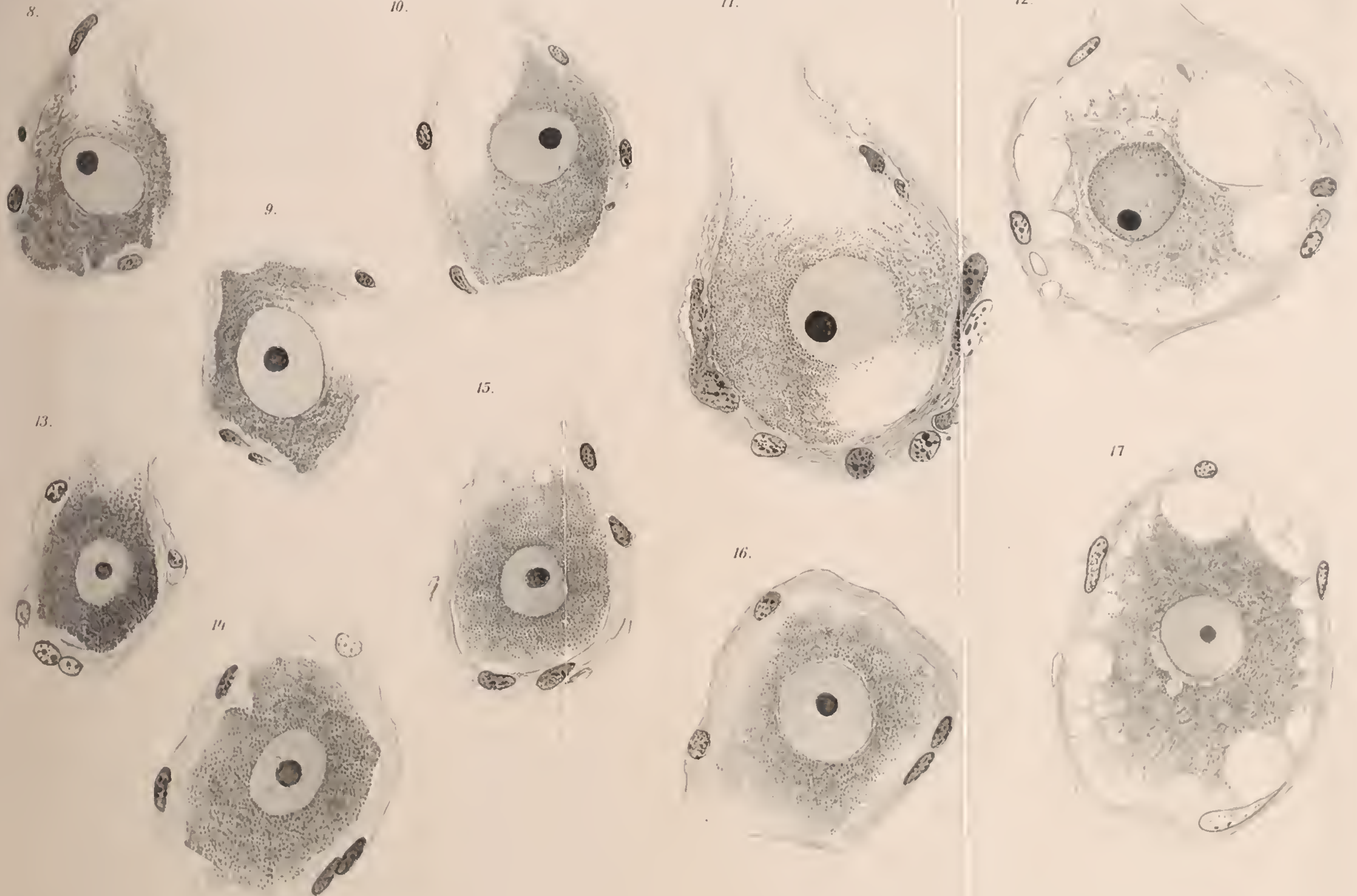
—— 1908. Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. XC.

—— 1909. Dasselbe. II. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCII.

—— 1910. Dasselbe. III. Teil. Festschrift zum 60. Geburtstage Richard Hertwigs. II. Jena.

Hertwig, R. 1902. Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. I.
—— 1903a. Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. XVIII.
—— 1903b. Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Cent. XXIII.
—— 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellf. I.
Hodge, C. F. 1892. A microscopical study of changes due to functional activity in nerve cells. Journ. Morph. VII.
—— 1894. A microscopical study of the nerve cell during electrical stimulation. Jour. Morph. IX.
Held, H. 1895. Arch. f. Anat. und Phys. (Anat. Abt.).
Holmgren, E. 1900. Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte. XV.
v. Kemnitz. G. 1912. Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellf. VII.
Lugaro, E. 1895. Sur les modifications des cellules nerveuses dans les divers états fonctionnels. Arch. Ital. de biol. XXIV.
Mann, G. 1895. Histological change induced in sympathetic, motor and sensory nerve cells by functional activity. Jour. Anat. and Phys. Lond. XXIX.
Nissl, F. 1895. Über die Nomenklatur in der Nervenzellenanatomie und ihre nächsten Ziele. Neurol. Centralbl. XIV.
Odier, R. 1898. Recherches expérimentales sur les mouvements de la cellule nerveuse de la moelle épinière. Rev. méd. de la Suisse romande. XVIII.
Pergens, E. 1896 and 1897. Action de la lumière sur la rétine. Ann. de la Soc. royale des Sciences Méd. et Natur. de Bruxelles. V et VI.
Pick, F. 1898. Über morphologische Differenzen zwischen ruhenden und erregten Ganglienzellen. Deutsche med. Woch. XXII.
Popoff, M. 1908. Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellf. I.
Pugnat, C. A. 1901. Modifications histologiques des cellules nerveuses dans la fatigue. Jour. de Phys. et de Path. générale. III.
Retzius, G. 1890. Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biol. Untersuchungen. N. F. Stockholm. I.
Schaxel. J. 1909. Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildung bei den Ascidien usw. Arch. f. Zellf. IV.
Valenza, G. B. 1896. I cambiamenti microscopici della cellula nervosa nell'attivita funzionale e sotto l'azione di agenti stimolanti e distruttori. Atti. R. Acad. science fisiche e nat. di Napoli. VII.
Verworn. M. 1891. Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflügers Archiv. LI.
Yule, G. Udny. 1911. An introduction to the theory of statistics. Lippincott.


1
2
3
4
5.
6.
7.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

18.

19.

20.

21.

22.

23.

24.

Dolley gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Description of Plates.

Sections were cut in serial by Minot Precision or new Spencer Rotary microtomes. Measurements and figures are from the same system of lenses, made by means of Zeiss camera lucida, Zeiss comp. oc. 8, dry apochrom. obj. 3 mm, N. A. 0,95, ×900 (stage level), figures drawn in India ink.

As the majority of the figures appear in the tables, this description is simplified by a cross reference to them. Each cell illustrated is denoted in the tables by a sign from which the size and relative place in the series of all are sufficiently indicated. The figures for the most part are drawn from a single section so that measurements made from the plates need not exactly coincide with those in the tables.

Plate XXIV.

Figs. 1—7. Central motor series. All except Fig. 7 are from the same animal, Experiment 9, Table IV. Fig. 7 is from Experiment 23, stimulated in the waterwheel, Table V. Fig. 1 is the resting cell, Fig. 2 the enlargement with constant nucleus-plasma relation, Fig. 3 the homologue of the Hodge stage, Fig. 4 the succeeding disproportionate hypertrophy of the nucleus. Figs. 5 and 6 show later stages of the general hypertrophy and Fig. 7 is the final stage of dissolution of extra-nuclear chromatin and edema with loss of nuclear substance.

Plate XXV.

Figs. 8—12. Types of the centro-peripheral motor series. These are also drawn from Experiment 9 which gives the exact size comparison with the first series, as there are no measurements presented of these cells. Fig. 8 corresponds in the common process to Fig. 1, the resting cell, Fig. 9 to Fig. 2, Fig. 10 to the Hodge stage, while Figs. 11 and 12 represent the later stages of hypertrophy and final disappearance of substance respectively. Fig. 12 is in cross section, the largest and most definite opening being its intracellular fibre.

Figs. 13—17. Central sensory series. All from Experiment 13, Table VII, with exception of Fig. 17, which is from Experiment 9. The figures are taken from the groups noted in Table VII. Figs. 13, 14, 15 and 16 correspond in the common process to Figs. 1, 2, 3 and 4 of the first series, and Fig. 17 to Fig. 7. Fig. 15 shows the shrunken nucleus of the Hodge stage and properly belongs here, since the cell is larger than it appears, the third dimension (depth) determining its actual size.

Plate XXVI.

Figs. 18—22. Centro-peripheral sensory cells. Also from Experiment 13, Table VI, with the exception of Fig. 22 whose measurements are not here given. Figs. 18, 19 and 20 correspond to Figs. 1, 2 and 3 of the first series and Figs. 21 and 22 represent later and final stages. Figs. 19 and 20 were purposely chosen to show how marked edema may be in these smallest cells even in early stages.

Fig. 23. The resting type of the association cell. Also from Experiment 13.

Fig. 24. A probable type of recovery cell, whose intracellular fibre places it in the motor division.

Drüsenstudien.

Histologischer Bau der Schneckeneiweißdrüse und die in ihm durch Einfluß des Hungers, der funktionellen Erschöpfung und der Winterruhe hervorgerufenen Veränderungen[1]).

Von

Dr. Marie Krahelska.

(Aus dem embryologisch-biologischen Laboratorium der Jagell. Universität in Krakau.)

Mit 16 Textfiguren und Tafel XXVII—XXVIII.

Inhalt.

I. Einleitung.

Die Untersuchungen, deren Resultate ich hier zusammenstelle, haben zum Zweck gehabt, an einem reduktionsfähigen Organ die Ver-

[1]) Vorgelegt in der Sitzung der Akademie der Wissenschaften in Krakau. Vgl. Vorl. Mitt.: Reduktionserscheinungen in der Eiweißdrüse von *Helix pomatia.* Bull. de l'Acad. des Sc. Cracovie. Juin 1912.

änderungen zu erforschen, welche durch Einfluß der Hungerinanition im inneren Bau einzelner Zellen hervorgerufen werden.

»Reduktionsfähig« soll bedeuten: fähig weitgehender Reduktion zu unterliegen, ohne hierbei die Restitutionskraft einzubüßen. Wie bekannt, verhalten sich in dieser Beziehung sowohl verschiedene Organismen als auch in einem Organismus die einzelnen Organe und Gewebe sehr ungleich und die Literatur über die Hungererscheinungen enthält eine ganz beträchtliche Anzahl von Beobachtungen über die ungleiche Resistenz verschiedener Organe und Gewebe. Es sei betont, daß sich der Begriff der Reduktionsfähigkeit mit demjenigen der Resistenz durchaus nicht deckt; der erstere ist enger, insofern er sich nur auf eine spezifische Form der Resistenz bezieht. Etwas eingehendere Besprechung dieser Eigenschaft wird erst möglich sein, nachdem wir ihre hier in Betracht kommenden Äußerungen besprochen haben. Vorläufig mag die bereits gegebene Definition genügen.

Mein Material — die Landschnecken — kann mit allem Grund reduktionsfähig genannt werden. Die Weinbergschnecken ertragen gut eine 6monatige, unter Umständen auch über 1 Jahr dauernde Karenz, wobei die Gewichtsabnahme zwar sehr langsam, immerhin aber bis über 40% des Ausgangsgewichts steigen kann (17), und die Tiere bewahren dennoch die volle Restitutionskraft. Unter den Organen der Schnecke erwies sich ferner die Eiweißdrüse als das günstigste Material, da hier die Inanition sehr stark ausgeprägte Veränderungen hervorruft und trotz dessen stets bei Auffütterung der Tiere eine Auffrischung des Drüsengewebes möglich bleibt.

Die Eiweißdrüse gehört zu den accessorischen Drüsen der Leitungswege des Geschlechtsapparates[1]). Wie alle Teile desselben kann sie bei verschiedenen Molluskenklassen ziemlich verschiedenen morphologischen

---

[1]) Das Gonoductensystem der Heliciden ist bekanntlich folgenderweise gebaut: Aus der Zwitterdrüse entspringt ein enger Zwitterkanal, der weiter in einen ebenfalls noch hermaphroditischen aber breiteren Teil, — den Spermoviduct — übergeht. Hier beginnt schon eine Trennung der männlichen und der weiblichen Leitungswege: es hat sich an einer Seite des Kanals eine Rinne differenziert, die durch zwei Seitenfalten vom übrigen Hohlraum zum Teil abgesetzt erscheint und als Samenleiter fungiert, während dann der übrige Teil als eigentlicher Oviduct bezeichnet werden darf. Im untersten Abschnitte des Spermoviductes wird die Trennung vollständig durchgeführt. Der Samenkanal geht in das Vas deferens, dieser in den Penis, in welchen als Seitenanhang das Flagellum mündet, über. Der Oviduct erweitert sich zur Vagina, in diese öffnen sich die Fingerdrüsen und der lange Stiel des Receptaculum Seminis. Die Eiweißdrüse setzt sich mit dem Zwittergang in Verbindung an der Stelle, wo er in den Spermoviduct übergeht.

Charakter tragen. Bei allen hermaphroditischen Stylommatophoren, wo sich der im oberen Teil einheitliche Zwittergang weiter unten in einen weiblichen und einen männlichen Teil spaltet (die zusammen den scheinbar einheitlichen Oviduct bilden), setzt sich die Eiweißdrüse mit ihm an der Spaltungsstelle in Verbindung. Sie ist bei geschlechtsreifen Heliciden voluminös, reicht von der drittobersten bis weit hinab in die vierte Windung und deckt hier die obere Darmschlinge, den Zwittergang und zum Teil auch die Leber; bei zartschaligen Arten schimmert sie oft durch die Schale durch. Ihre Anatomie ist gut bekannt, so daß ich darauf nicht näher einzugehen brauche. Dagegen findet man bezüglich des histologischen Baues, sowohl für die Heliciden als auch überhaupt für die Gastropoden, nur spärliche Angaben.

Buchner (2) findet bei *Planorbis* eine aus kleinen Schläuchen zusammengesetzte Eiweißdrüse. Bezüglich der Cytologie ist die von ihm gemachte Bemerkung wichtig, daß die Drüsenepithelzellen ihr Secret »durch Platzen« entleeren.

Lacaze-Duthiers (1894) untersucht den anatomischen Bau des hermaphroditen Geschlechtsapparates von *Ancylus fluviatilis* mit besonderer Berücksichtigung der Vorrichtungen, welche dazu dienen, Eier und Sperma in getrennte Bahnen zu leiten. Ich zitiere den Passus, welcher einiges über die Lage der Eiweißdrüse ermittelt: «en sortant de la glande génitale le canal androgyne se porte à gauche en avant et en bas vers une partie intermédiaire aux différentes glandes et canaux composant l'appareil génital».

»On peut nommer cette partie intermédiaire le carrefour génital. Il reçoit en haut et en arrière les produits de la sécrétion de la première glande annexe (glande de l'albumine). dont les coecums viennent s'ouvrier dans sa cavité par un canal commun très court.»

Mit der Eiweißdrüse der Heliciden (speziell der Weinbergschnecke) befassen sich, meines Wissens, nur Paravicini (1899), ferner Cavalié und Beylot (1902). Paravicinis Arbeit hat anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Charakter und enthält keine Angaben über den histologischen Bau.

Wichtig für die Anatomie der Drüse ist in Paravicinis Arbeit die Bestätigung des Umstandes, daß sie eigentlich nur den oberen Zipfel des Spermoviductes darstellt. »Nello sviluppo ontogenetico«, sagt Paravicini, «non è distinguibile dall'ovidotto di cui anatomicamente non rappresenta che la porzione terminale.» Die drüsige Wand des Spermoviducts hätte sich demnach im oberen Teil zu der Eiweißdrüse, im weiteren Verlauf zu der Prostata differenziert. Der obere Teil ist in dieser Differenzierung weiter fortgeschritten.

Das Bild, welches Cavalié und Beylot in ihren kurzen Notizen (1 a, b) von dem histologischen Bau der Eiweißdrüse einer Weinbergschnecke geben, würde etwa folgenden Inhalt haben:

Die Drüse ist tubulös, die Wände der »tubes sécréteurs« bestehen aus einer dünnen äußeren Bindegewebshülle und dem einschichtigen Drüsenepithel. Drüsenzellen sind prismatisch, mit basalliegenden, großen Kernen. Im Lumen der Tubuli, über den Drüsenzellen liegen kleine »cellules centrotubuleuses«, Zellelemente, deren Bau und Bedeutung rätselhaft erscheint. Nur die Kerne sind an ihnen gut unterscheidbar, «de protoplasme de ces petites cellules est peu nettement distinct, les noyaux sont très apparents». Zuweilen dringen diese Elemente zwischen die Drüsenzellen und bilden hier intercelluläre Kanälchen. Es soll die ganze Drüse von einer dünnen Bindegewebsschicht umhüllt sein: «la paroi comprend une membrane propre, qui nous a paru anhiste, avec çà et là quelques éléments cellulaires applatis, de nature probablement conjonctive».

Cavalié (1902) befaßte sich mit der Histologie der normalen sowie auch der winterschlafenden Weinbergschnecken. Er gibt aber nur an, daß im Winter die Eiweißzellen etwas kleiner und deutlicher begrenzt erscheinen. Sie enthalten wenige Drüsenkörnchen, die Kerne sind chromatinreich.

Im allgemeinen ist die von diesen zwei Autoren gegebene Schilderung zwar vollkommen zutreffend, aber zu dürftig, um als Basis für eine Untersuchung der inanitiellen Veränderungen im cytologischen Bau zu dienen. Infolgedessen war es angezeigt, von der Untersuchung der normalen histologischen Verhältnisse auszugehen.

Den Hauptzweck meiner Arbeit bildete die Erforschung der durch langdauernde Karenz hervorgerufenen Reduktionserscheinungen. Zum Vergleich wurde auch der Einfluß einer mit Wirkung hoher Temperatur kombinierten und durch diese beschleunigten Karenz, ähnlich wie derjenige der Winterruhe und der Eiablage mitberücksichtigt. Es stellte sich nämlich heraus, daß die Drüse außerhalb der Zeit der Eiablage in einem Zustande vollständiger oder nahezu vollständiger Ruhe verharrt. Mit der Legezeit sind Veränderungen im histologischen Bau der Eiweißdrüse verknüpft, welche diese Periode als diejenige einer physiologischen Degeneration zu bezeichnen gestatten und welche für die Erklärung der hohen Reduktionsfähigkeit dieser Drüse von besonderem Interesse zu sein scheinen.

Die Arbeit wurde im embryologischen Laboratorium der Krakauer Jagellonischen Universität ausgeführt. Als Material dienten mir *Helix pomatia* (*Helicogena* Riss.) und *Helix arbustorum* (*Arionta* Albers), beide im Garten unseres Institutes leicht zu finden. Als Fixiermittel dienten Sublimat mit Zusatz von 5%igem Eisessig, Perennyisches,

Carnoysches und Boverisches Gemisch; Sublimat und Chromsalpetersäure leisteten stets die besten Dienste. Paraffinschnitte von verschiedener Dicke wurden mit Delafieldschem Hämatoxylin, (Nachfärbung Eosin-Orange G) — mit Hämalaun, mit Ehrlich-Biondischem Triacid, oder endlich mit Gentianaviolett (Nachfärbung Orange G) — gefärbt.

Bedeutende Schwierigkeiten bereiten beim Mikrotomieren secretgefüllte Drüsen; noch schwieriger ist es aber, wegen der großen Menge der Eiweißkörnchen, am frischen Gewebe etwas von feinerem cytologischem Bau zu sehen. Deswegen kommen hier ausschließlich die Paraffinschnitte in Betracht.

Bevor ich zur Besprechung meiner Befunde übergehe, sei es mir gestattet, dem Leiter unsers Institutes, Herrn Professor Dr. E. Godlewski, meinen tiefen und innigen Dank, sowohl für Überlassung eines Arbeitsplatzes als auch besonders für seine Ratschläge und Hilfe bei der Ausführung dieser Arbeit, auszusprechen.

2. Normale Histologie.

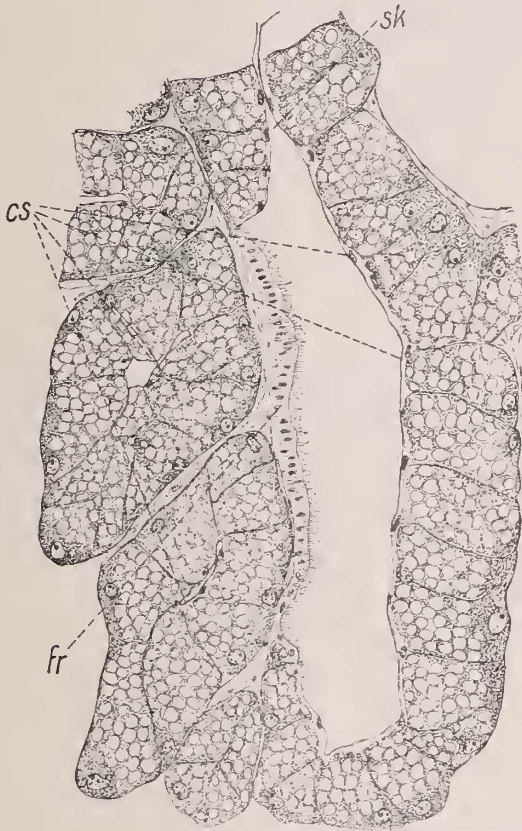
a) Die Eiweißdrüse geschlechtsreifer Schnecken am Beginn des Sommers.

Ich bezeichne als normal den Zustand, in welchem sich die Eiweißdrüse einer Schnecke befindet, die sich nach dem Winterschlaf schon erholt hat und in die Periode der Eiablage noch nicht eingetreten ist. Die Eiablage erfolgt bei diesen Tieren bei uns erst gegen Ende Juli. Deswegen verwendete ich zur Untersuchung der normalen Verhältnisse im Juni fixiertes Material. Die Artunterschiede, sowohl im Bau der Drüse, als auch ihrer einzelnen Zellen, erwiesen sich als sehr gering und beschränken sich lediglich darauf, daß sämtliche Zellen bei *Helix pomatia* etwas kleiner sind, als bei *Helix arbustorum*. Es kann also die folgende, auf Grund einiger Präparate der Eiweißdrüse von *Helix arbustorum* gegebene Schilderung auch für die Weinbergschnecke gelten.

Am Aufbau jeder größeren Drüse beteiligt sich das im Dienste der Secretion stehende und das interstitielle Gewebe. Im ersteren sind ferner gewöhnlich die secernierenden Epithelien — bezüglich ihrer Lage und ihrem inneren Bau — deutlich von denjenigen zu unterscheiden, die nur bei der Ausführung der Drüsenprodukte eine Rolle spielen. Auch in der Eiweißdrüse der Schnecken ist die Gliederung in das secretorische Gewebe und das Drüsenparenchym sehr deutlich. Dagegen setzen sich im secretorischen Gewebe die secernierenden Epithelien gegen diejenigen, die der Leitung dienen, nicht scharf ab.

Der Länge nach ist die Eiweißdrüse von einem weiten Kanal — dem Hauptausführungsgange — durchzogen, der nach oben blind endigt, unten unmittelbar in den Oviduct übergeht. Im unteren Teil ist dieser Gang von flachem, kubischem Flimmerepithel ausgekleidet, im oberen

Textfig. 1.



Längsschnitt durch den Hauptausführungsgang der Eiweißdrüse. *fr*, Flimmerrinne; *cs*, Centrotubulöses Syncytium *sk*, Seitenkanal.

bildet dasselbe nur einen Trog am Boden des Kanals (Textfig. 1 *fr*), die übrige Wand besteht aus secernierenden Drüsenzellen.

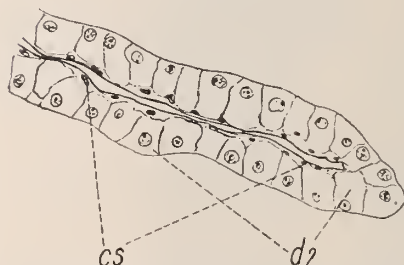
Einen so gemischten Bau (Mangel einer scharfen geweblichen Differenzierung) haben Enriques und Pacaut-Vigier (1905—06) in andern Drüsen der Schnecken gefunden. Enriques beobachtet ihn in den Ausführungskanälchen des Hepatopancreas. «Si trovano e sono numerosissimi tubi che appaiono in sezione traversa come circoli più o meno esatti di cui un arco è costituito da epitelio vibratile come quello dei canali escretori, il resto da epitelio epatico.» Er nennt solche Stellen «canali di passagio».

Ähnliches wird von Pacaut und Vigier für die Speicheldrüse der Weinbergschnecke angegeben. «Les cellules glandulaires apparaissent comme des cellules du revêtement épithélial du canal différenciées en éléments sécréteurs. Ces cellules sont intercalées entre les cellules restées cellules épithéliales de revêtement sur tout le trajet des canaux de moyen et de petit calibre. Ceux-ci doivent donc être considérés comme des canaux à la fois sécréteurs et excréteurs.»

Laguesse findet analoge Verhältnisse auch an anderm Material, nämlich der Pancreas der Schlangen. «Il est presque impossible» bemerkt er, «de séparer nettement ici, en certains points, les canaux excréteurs des cavités sécrétantes«.

Man könnte, schematisch vorgehend, die Drüse als tubulös bezeichnen, wie es auch Cavalié und Beylot getan haben. In den Hauptkanal münden nämlich zahlreiche lange Seitenkanälchen (Textfig. 2 und 1 *sk*). Diese sind aber vielfach geschlängelt und dicht aneinander gepreßt, so daß man oft nur schwer Spuren des tubulösen Baues in dem schwammigen Gewebe der Drüse herausfinden kann. Die Seitentubuli zeigen ähnlich wie der Hauptkanal gemischten Charakter, da sich an ihrer Auskleidung neben rein secretorischen auch die flimmernden Leitungsepithelien beteiligen können.

Textfig. 2.



Längsschnitt durch den Seitenkanal der Eiweißdrüse. *cs*, Centrotubulöses Syncytium; *ds*, Drüsenzellen.

In der Textfig. 1 *sk* ist ein Teil eines solchen Seitentubulus dargestellt, nach einem schrägen Schnitt, so daß seine Mündung in den Hauptkanal getroffen wurde. Sowohl hier als auch in der Textfig. 2, welche den oberen Zipfel eines Tubulus im Längsschnitte nur ganz schematisch darstellt, sieht man deutlich, daß die Drüsenzellen (*dz*) nicht unmittelbar an das Kanälchenlumen stoßen, sondern gegen dasselbe durch eine dünne, zahlreiche kleine Kerne enthaltende, Membran abgegrenzt sind. Diese Eigentümlichkeit im Bau der Kanälchenwände wurde schon von Cavalié und Beylot bemerkt. Nach ihrer Schilderung liegen die «cellules centrotubuleuses» eben den Drüsenzellen von oben auf und schieben sich stellenweise zwischen dieselben ein. Die Angabe dieser Autoren stimmt mit meinen Befunden insofern nicht überein, als ich hier niemals individualisierte Zellen, sondern stets nur eine syncytielle Schicht mit einigen Kernen finde.

Wie Fig. 2 Taf. XXVII, in welcher drei Drüsenzellen abgebildet sind und Textfig. 1 und 2 zeigen, setzt sich diese Schicht — ich will sie,

Cavalié und Beylot folgend, »centrotubulöses« Syncytium nennen (*cs*) — unmittelbar in die Seitenleisten (*sl*) der Drüsenzellen fort und könnte als ihre Schlußleiste gelten, wären nicht ihre zahlreichen Kerne da. Diese sind infolge ihrer geringen Größe und verhältnismäßigen Chromatinarmut von den Drüsenkernen leicht zu unterscheiden, ähneln dagegen sehr den kleinen Kernen des intertubulösen Parenchyms.

Die Herkunft und Bedeutung des centrotubulösen Syncytiums bilden eine offene Frage. Ohne deren Lösung zu versuchen (wozu eine genaue Kenntnis der histogenetischen Vorgänge nötig wäre), will ich das Vorhandensein des Syncytiums in allen Tubuli der Sommerpräparate nur insofern betonen, als es dafür spricht, daß die Drüse zu dieser Zeit nicht secerniert. Dieser Ruhezustand läßt sich in den Präparaten daran erkennen, daß in den meisten Drüsenzellen eine Secretionsphase: starke Füllung mit Eiweißkörnchen vorherrscht. Man findet keine im Beginn der Ausscheidung stehende oder bereits entleerte Zellen, wie es in einer tätigen Drüse, wo verschiedenste Secretionsstadien dicht nebeneinander beobachtet werden können, zu erwarten wäre.

Das secretorische Epithel besteht aus nur einer Zellart: typischen Eiweißzellen (Serocyten). Bevor ich zu ihrer Schilderung übergehe, möchte ich kurz auseinandersetzen, in welchem Sinne die wenigen, bei dieser Schilderung nötigen, cytologischen Termini verwendet werden. In den meisten Drüsenzellen hat man es mit dreierlei, mehr oder weniger individualisierten, Bestandteilen zu tun: den Drüsenkernen, den cytoplasmatischen Leibern und den auf dem Plasmagebiete liegenden, aber dem Kernchromatin gleichsinnig gefärbten, Gebilden. Solche chromatischen Gebilde, welche die Fähigkeit besitzen, zu wachsen und dabei bestimmte Gestaltsveränderungen anzunehmen, und welchen demnach eine gewisse Individualität zukommt, wurden in den letzten Jahren unter verschiedensten Namen in sehr verschiedenen Drüsen zu wiederholten Malen beschrieben.

Bei einem Versuche, die verschiedenen intraplasmatischen Chromatingebilde zu klassifizieren, hätte man mit drei größeren Gruppen zu tun: mit ergastoplasmatischen (Prénant, Vigier, Garnier, Fage u. a.), mitochondrialen (Benda, Meves) und chromidialen (R. Hertwig, Popoff, Goldschmidt) Gebilden. Da man aber heute noch weit davon entfernt ist, diese drei Begriffe präzis fassen zu können, und da es nicht im Rahmen meiner Arbeit liegt, auf diesen Punkt näher einzugehen, will ich, wo diesbezügliche Zellbestandteile in Betracht kommen, sie kurz als Chromatoplasten bezeichnen, ohne näher zu bestimmen, welcher der genannten drei Klassen sie eingereiht werden dürften.

Der Sammelbegriff des Chromatoplasmas soll demnach hier alle Bestandteile der Zelle umfassen, welche im Gebiete des Cytoplasmas liegen und bezüglich der Intensität der Färbung dem Kernchromatin ähneln, — abgesehen von ihrer Genese und Bedeutung. Es kann natürlich nur ein Hilfsbegriff sein und wird hier ausschließlich im morphologischen Sinne gebraucht, ohne daß wir irgend etwas über die Natur der betreffenden Substanzen aussagen wollen.

Diese drei Zellkomponenten: Kerne, Plasmaleiber und Chromatoplasten, lassen sich unter anderm auch durch ihre Färbungsweise charakterisieren. Das chromatische Gerüst der Kerne färbt sich basophil oder basichromatisch, d. h. zeigt große Vorliebe für basische Farbstofflösungen. Gleiche Färbung zeigen stets die chromatischen Kernkörperchen (s. Karyosomen) und eine gewisse kleine Anzahl von Chromatoplasten. Die cytoplasmatischen Gerüste werden in der Regel mit sauren Farbstoffen gefärbt, d. h. sie verhalten sich oxychromatisch. Amphichromatisch nenne ich, französischen Cytologen folgend, eine Mischfärbung, welche entsteht, wenn die betreffende Substanz sich sowohl mit basischen als auch mit sauren Lösungen färbt. Dies Verhalten ist für die meisten Chromatoplasten und für die echten Nucleolen (Plasmosomen) charakteristisch.

In der Eiweißdrüse der Schnecken färbt sich nur das Drüsenparenchym rein oxychromatisch (hellrot mit Eosin). Das Drüsenepithel wird sich im ganzen amphichromatisch, (beim Gebrauch des Hämatoxylins und Eosins violett in verschiedenen Nuancen) färben. Diese ziemlich eintönige Färbung und die Überfüllung der Zellen mit Secretkörnchen erschweren anfangs etwas die Orientierung im inneren Bau des Drüsenepithels. Nähere Betrachtung zeigt, daß seine Zellen sowohl im Bau der cytoplasmatischen Gerüste, als auch in Lage und Gestalt der Drüsenkerne vollkommen dem Serocytentypus entsprechen.

In der Fig. 1 (Taf. XXVII) sehen wir eine solche mit Secret gefüllte Zelle, in Fig. 2 drei nebeneinander liegende Drüsenzellen mit dem zugehörigen Teil des centrotubulösen Syncytiums (*cs*). Um das cytoplasmatische Gerüst deutlicher hervortreten zu lassen, wurden hier die Eiweißkörnchen nicht eingezeichnet. Man sieht, daß die Kerne infolge der starken Secretfüllung basal liegen. Sie sind bläschenförmig, besitzen eine deutliche, basophile Kernmembran, chromatisches Gerüst in Form zahlreicher, durch feine Fädchen untereinander verbundener Körnchen und je ein kleines Plasmosom. Das plasmatische Gerüst ist zu einem äußerst dünnwandigen Maschenwerk umgestaltet, in dessen Waben die großen Eiweißkörnchen liegen. Nur basal in der Umgebung der Kerne

sammelt sich das intakte Drüsenplasma reichlicher an. Hier sieht man, daß es ziemlich grobkörnig ist und sich hell amphichromatisch färbt.

Ein spezifisches Gepräge wird der Drüse durch den zusammengesetzten Bau der Eiweißkörnchen gegeben. Er läßt sich besonders gut in den mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Präparaten untersuchen. Die Granula werden dabei im allgemeinen violett, durchaus aber nicht homogen gefärbt. An jedem größeren Körnchen (*hmk* in der Fig. 1) färbt sich ein kleiner Teil dunkel amphichromatisch (hier dunkelviolett), oder ausgesprochen basophil (blauviolett), das übrige hell amphichromatisch, sehr deutlich zur Oxychromatie neigend (hier rosaviolett). Offenbar kommt hierdurch zum Ausdruck die Zusammensetzung der Körnchen aus zweierlei Substanzen oder Substanzgruppen: einer schwach amphichromatischen und einer basophilen.

Drüsenkörnchen, welche eine zusammengesetzte Struktur besitzen und dieselbe auf dem Wege einer bestimmten successiven Entwicklung erreichen, wurden zuerst von M. Heidenhain in der Beckendrüse der Tritonen gefunden (1907) und der Fund alsbald von Fischer und Held an neuem Material bestätigt. Heidenhain schildert den Bau eines derartigen ausgewachsenen Körnchens, von ihm Halbmondkörperchen genannt, folgenderweise:

»es ist ein solides, sphärisches Gebilde, bestehend aus zwei scharf gesonderten Teilen. Ein meist kugliges, blaß gefärbtes Körperchen, der von mir so genannte Träger, wird auf der einen Seite von einer dunkleren schalenförmigen Kapuze bedeckt, deren optischer Querschnitt mithin sich unter der Form einer Sichel präsentiert. Die Trennungsebene zwischen der helleren und dunkleren Masse ist gewölbt, gleich dem Teil einer Kugeloberfläche, doch kann sich dieselbe so stark abplatten, daß eine Krümmung nicht mehr wahrnehmbar ist. Zwischen beiden Zonen findet sich oft eine hellere Schicht« (07, S. 374).

Die größten unter den Drüsenkörnchen der normalen Schneckeneiweißdrüse (*hmk* in der Fig. 1, *d* und *c* in der Fig. 3) entsprechen der zitierten Schilderung. Den Hauptteil bildet eine helle, feinkörnige Substanz, die sich, insofern das Körnchen nicht im Zerfall begriffen ist, kugelig gestaltet. Dieser Teil (*t* in der Fig. 3) entspricht dem Heidenhainschen Träger. Er ist zum Teil bedeckt durch eine dünne, homogen dunkel-amphichromatisch oder rein basichromatisch gefärbte Schale — die Kapuze (*k*).

Wenn wir einige Körnchen, der steigenden Größe nach geordnet, nebeneinander aufzeichnen, wie es in Fig. 3 geschehen ist, so sehen wir, wie sehr die Anordnung der dunklen und der hellen Substanz mit zunehmender Größe der Körnchen sich verändert. Ein Vergleich dieser Bilder —

und es lassen sich solche sehr leicht in jeder Zelle finden — beweist, daß hier jedem Zustande der Größe der Körnchen ein ganz bestimmter Zustand ihrer Binnenstruktur entspricht. Anders gesagt: mit der Volumenzunahme der Granuli geht Hand in Hand deren Umgestaltung, und zwar in einer durch bestimmte, stets in gleicher Ordnung aufeinanderfolgende, Stadien fortschreitenden Weise. Wie Fig. 3 zeigt, entspricht diese Umgestaltung ziemlich genau dem von Heidenhain für seine Halbmondkörperchen gegebenen Entwicklungsschema.

Heidenhain rekapituliert folgendermaßen seine ausführliche Schilderung der Metamorphose der Eiweißkörnchen in der Beckendrüse der Tritonen:

»I. In Zellen rein protoplasmatischen Charakters erscheinen die Primärgranula, welche zuerst unmeßbar feine, später solidere Körperchen von immer noch sehr geringem Durchmesser sind.

II. Bei einer Größe von etwa 1 μ wird die Form der Halbmondkörperchen kenntlich; letztere wachsen bis auf eine Größe von 2 μ heran und lassen ihre beiden Bestandteile: Träger und Kapuze, deutlich erkennen.

III. Die Trägersubstanz quillt auf; es bilden sich Pseudovacuolen, an deren Wand die schalenförmige Kapuze fest angelagert ist.

IV. Der Träger wird aufgelöst, die Kapuze konglutiniert im typischen Fall zu einem Sekundärgranulum.

V. Die Reste der Halbmondkörperchen werden vor oder nach der Auflösung der Sekundärgranula in das Secret übergeleitet: die Zelle wird granulafrei.«

Wenn wir bei Zusammenstellung der Entwicklung der Secretkörnchen in unsern Präparaten der Schneckeneiweißdrüse auch vom Stadium der Primärgranuli ausgehen wollen, müssen wir nach solchen in den Wabenwänden suchen. In der Tat sieht man in zahlreichen Zellen, stets von den Drüsenkernen entfernt, kleine basichromatische Körnchen in den plasmatischen Wabenwänden liegen, welche der Größe und der Färbung nach als Primärgranula bezeichnet werden können (Taf. XXVII, Fig. 1 *pg*). Unter den frei in den Maschenräumen liegenden Körnchen können die kleinsten noch ein identisches Aussehen bewahren. Die meisten unter den kleinen intravacuolär liegenden Körnchen sind aber schon etwas größer, als es die Primärkörnchen waren, und nicht mehr ganz homogen gefärbt. Der centrale Teil bleibt stark basichromatisch, die periphere Zone färbt sich schwächer und mehr amphichromatisch. Ihr weiteres Wachstum beruht hauptsächlich auf intensiver Zunahme dieser amphichromatischen Substanz, die dabei an Färbbarkeit fortwährend verliert. Der basophile Teil wächst nur wenig, geht aber eine Reihe von Umgestaltungen durch: vom runden Körnchen wird er zu einem Ovoid (*c* in der Fig. 3, Taf. XXVII), plattet sich dann immer mehr ab und erreicht endlich die Gestalt einer dünnen Schale — auf Querschnitts-

bildern (*d*, *e*) Sichel —, die definitive Kapuzengestalt. Die so ausgebildeten Halbmondkörperchen nehmen noch weiter an Größe zu. Die größten findet man basal, in der Kerngegend. In dieser Gegend sind auch die ersten Involutionsstadien (Fig. 3 *e*—*h*) zu suchen. An der Involution leiden die Träger, sie quellen auf, verlieren an Färbbarkeit und scheinen einem feinkörnigen Zerfall zu unterliegen. Einige Körnchen, wie *e* und *f* in Fig. 3, machen den Eindruck, als sollte neben der Auflösung auch eine Entmischung im Bereiche der Träger stattfinden.

Die in Auflösung begriffenen Teile färben sich eosinophil, es heben sich von ihrem hellen Grunde Körner und Fetzen einer dunkel amphichromatischen und homogenen, sich offenbar durch einen andern Löslichkeitsgrad auszeichnenden Substanz ab.

Auf die Kapuze wirkt die Involution nur insofern, als sie sich, infolge des Zerfalls des Trägers zusammenzieht und allmählich zu der Gestalt eines Körnchens — welches nunmehr als Sekundärgranulum bezeichnet werden darf — zurückkehrt. Dabei verliert ihre Substanz nicht an Färbbarkeit und zeigt keine Spuren einer Auflösung.

Heidenhain findet in den im Lumen der Schläuche liegenden Secretmassen gequollene Körperchen, welche »nur aus den Sekundärgranula durch Zunahme des Volumens bei gleichzeitiger Abnahme der Färbbarkeit hervorgegangen sein können«. Er ist der Meinung, daß die Entwicklung der Drüsengranula bis zum Halbmondkörperchenstadium »den Eindruck direkt hervorruft, als ob diese Gebilde aus eigner Kraft wachsen und sich selbständig differenzieren«. Dagegen sollen die Involutionsprozesse, welche man an reifen Halbmondkörperchen bald bemerkt, nicht mehr zu Lebenserscheinungen gehören. »Die Bildung der Sekundärgranula«, sagt er, »möchte ich keinesfalls mehr als einen Lebensvorgang ansehen; vielmehr handelt es sich wohl um die physikalischen Folgen eines Auflösungsprozesses.« Die Sekundärgranula werden — seiner Meinung nach — entweder direkt ausgestoßen, oder vorher in den Zellen gelöst und erst in gelöster Form entfernt. Demnach wäre also die Individualität, welche er den Halbmondkörperchen zuschreibt, nach je einem Entwicklungscyklus aufgehoben.

Ohne auf die Frage nach dem Schicksal der Sekundärgranula eingehen, oder gar zu der oben zitierten Äußerung Heidenhains bezüglich ihrer Individualität etwas hinzufügen zu wollen, muß ich dennoch bemerken, daß in den hier geschilderten Drüsenzellen die Sekundärkörnchen nicht nur stets in der Zelle verbleiben, sondern auch die Fähigkeit zu weiteren Umgestaltungen zu bewahren scheinen. Bei sorgfältigster Untersuchung konnte ich keine Bilder finden, die einen Zerfall, de-

generatives Aufquellen oder auch Ausstoßen der Sekundärgranula annehmen ließen.

Allem Gesagten nach hätten wir in den Primärkörnchen und ihren Umgestaltungsprodukten — Halbmondkörperchen oder wenigstens deren Kapuzenteilen — Gebilde, die unserm Begriffe der Chromatoplasten entsprechen. Es sind nämlich, wie es der Begriff verlangt, intraplasmatisch liegende Differenzierungen einer stärker als das Cytoplasma färbbarer Substanz, welchen gewisse Individualität zugeschrieben werden kann. Es wären auch die einzigen Chromatoplasten, welche in den Zellen der Frühsommerpräparate einer Eiweißdrüse auftreten.

Über das Drüsenparenchym läßt sich nicht viel sagen. Die Membran, von welcher die Oberfläche der Drüse überzogen ist (Membrana propria), ist sehr dünn, strukturlos, das interstitielle Bindegewebe ebenfalls nur spärlich entwickelt. Die Drüsenkanälchen sind voneinander durch ein dünnes, feinfaseriges Geflecht getrennt, in welchem man ziemlich zahlreiche kleine Kerne findet. Diese sind, wie gesagt, den Kernen des centrotubulösen Syncytiums täuschend ähnlich. Hämolymphatische Lacunen kommen selten vor und sind meistens leer, die Leydigschen- oder Cystenzellen, welche sonst im Parenchym der Schnecken zu den charakteristischsten Komponenten gehören, habe ich hier zu dieser Zeit nicht gefunden.

b) Die Eiweißdrüse unerwachsener Schnecken.

Die geschilderten histologischen Verhältnisse wurden in den Eiweißdrüsen erwachsener Schnecken beobachtet. Ich verfüge nicht über ein Material, welches zur Schilderung der Entwicklung dieser Zustände nötig wäre. Dennoch möchte ich hier die wenigen Beobachtungen, welche ich über den histologischen Bau der Eiweißdrüse junger Schnecken machen konnte, zusammenstellen, da sie schon vielleicht einiges über das Wachstum und die funktionelle Differenzierung dieser Drüse ermitteln können.

Es ist nicht leicht, das Alter im Freien gesammelter Schnecken zu bestimmen. Die Größe und somit auch das Gewicht sind, infolge des undeterminierten Wachstums dieser Tiere, höchst variabel. Man findet beim Eierlegen und in Copulation kleine Weinbergschnecken von 8, 9, 10 g Gewicht und anderseits über 30 g wiegende Riesenindividuen. Das Alter läßt sich nach der Größe nicht genau bestimmen, doch darf man immerhin mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß man bei weniger als 8 g wiegenden Schnecken mit unreifen Individuen zu tun haben wird. Geschlechtsreif werden die Tiere im 4. Lebensjahre (A. Lang).

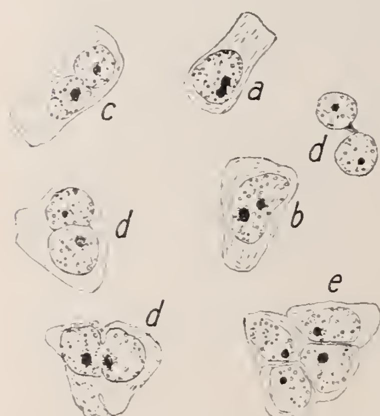
Bei zwei Weinbergschnecken von 5,06 und 6,1 g Gewicht fand ich beim Herauspräparieren der Geschlechtsorgane die Eiweißdrüse kaum angelegt, als eine Wandverdickung am Scheitel des Spermoviductes. Die Schnittpräparate gaben das Bild einer undifferenzierten Anlage. Mit denjenigen der normalen Eiweißdrüse einer erwachsenen Schnecke verglichen, würden sie vor allem durch die große Menge der Zellkerne im Verhältnis zu protoplasmatischem Substrate charakterisiert sein. In diesem Substrate sind die Zellgrenzen nur stellenweise deutlich zu sehen. Wo dies der Fall ist, sind die cytoplasmatischen Territorien der jungen Zellen mit homogenem, feinkörnigem, sich dunkel amphichromatisch färbendem Plasma ausgefüllt. Chromatoplasmatische Substanz nur in Gestalt feiner, mit den ergastoplasmatischen Filamenten Garniers identisch aussehenden Fädchen vorhanden. Wie man aus dem Vergleich einiger erwachsener Zellen in den Fig. 1 und 2 mit einer jungen in Fig. 4 (Taf. XXVII) ersieht, sind die Kerne im Verhältnis zum Zellvolumen bedeutend größer bei jungen als bei erwachsenen Tieren. Die Kerne sind hier bläschenförmig, besitzen ein Kernkörperchen von amphichromatischer Natur, sind in körnchenförmiger Anordnung des Chromatins den definitiven Drüsenkernen ganz ähnlich. Wo die Zellgrenzen noch nicht ausgebildet sind, liegen in einem feinkörnigen plasmatischen Substrate zahllose Kerne unregelmäßig angehäuft. Es wäre nicht möglich, an solchen Stellen das Parenchym von dem zukünftigen Drüsenepithel zu unterscheiden. Allerdings scheinen die Kerne schon hier in zwei Typen differenziert zu sein: bläschenförmige, große, die den Drüsenkernen ähnlich sind, und länglichovale, kleine, die offenbar den Parenchymkernen einer entwickelten Drüse entsprechen.

Die Untersuchung einer größeren, 11,25 g wiegenden, *Helix pomatia* zeigte, daß die Ausarbeitung der Secreta beginnen kann, noch bevor die Drüsenzellen das Drittel ihrer definitiven Größe erreicht haben. In Fig. 6 (Taf. XXVII) sehen wir drei solche junge, bereits mit Secretkörnchen gefüllte, Zellen. In den Maschenwänden liegen hier zahlreiche feine, basophile Körnchen — Primärgranula; in den Maschenräumen bedeutend größere und amphichromatisch gefärbte Kügelchen, die sich aber durch homogenen Bau von den Halbmondkörperchen einer erwachsenen Drüse erheblich unterscheiden. Das centrotubulöse Syncytium ist schon ausgebildet (Fig. 6 *cs*). Für die Deutung dieses Gebildes wäre es besonders wichtig, die Zeit und Weise seines Auftretens näher zu bestimmen. Es wäre aber auch nur auf Grund eingehender, an vom Ei aufgezogenem Material durchgeführter, Untersuchungen möglich. Sein Auftreten, wie auch die Füllung der Zellen mit Sekretkörnchen und die hier bereits

vollendete Gliederung des Drüsengewebes, sprechen dafür, daß die Drüse schon in die funktionelle Periode eingetreten ist. Da die Zellen aber dabei von der Größe, welche sie bei großen Individuen erreichen, noch weit entfernt sind, scheint sicher zu sein, daß die Perioden des Wachstums und der funktionellen Differenzierung für dieses Organ weit ineinander greifen.

Die Drüsen zweier junger Exemplare von *Helix arbustorum* zeigen ähnliche Bilder. In beiden sind die Zellgrenzen schon deutlich, die Gliederung des Anlagematerials durchgeführt. Die noch secretleeren Drüsenzellen besitzen dichtes, homogenes Plasma, von welchem sich hier und da stärker färbbare Fädchen abheben, die dem Aussehen nach ebenfalls als ergastoplasmatische Fasern zu bezeichnen sind.

Textfig. 3.



Amitotische Zellteilung in den Zellen der Eiweißdrüse.

Unter ergastoplasmatischen Fasern werden hier Fasergebilde verstanden, welche sich amphichromatisch färben und sich durch diese Färbung von dem umgebenden Cytoplasma abheben. Der Name wurde bekanntlich von Garnier (1899) für derartige Differenzierungen in den Eiweißzellen der Kieferdrüse eingeführt. Seitdem wurden sie wiederholt in verschiedenen Drüsenzellen gefunden. Ihr Auftreten scheint mit dem Zustande, in welchem sich das Drüsenplasma findet, innig verknüpft und somit auf gewisse Phasen des Zellebens beschränkt zu sein. Im Sinne des von uns hier gebrauchten Begriffes des Chromatoplasmas gehören die ergastoplasmatischen Fasern zu den Chromatoplasten.

Die histologische Differenzierung ist weiter fortgeschritten, als bei Weinbergschnecken von 5 und 6 g Gewicht, und in dem Auftreten chromatoplasmatischer Strukturen können wir ein erstes Anzeichen beginnender Tätigkeit erblicken. Was hier auffällt, ist das merkwürdige Verhalten der Zellkerne. Zahlreiche Zellen sind binucleär. Die beiden Kerne liegen entweder dicht nebeneinander, oder schon etwas entfernt, in ihrer Form und Anordnung des Chromatins sind sie sowohl untereinander als auch den definitiven Drüsenkernen ganz ähnlich. Wie es die Textfig. 3 zeigt, lassen sich die Bilder solcher zweikörniger Zellen zu einer lückenlosen Stadienfolge einer durch Plasmosomenteilung eingeleiteten Amitose aneinanderreihen[1]).

---

[1]) Es scheint dieser Teilungsmodus zu jenen Übergangsformen zu gehören, welche zwischen der typischen Mitose und der als ihr Gegensatz geltenden amitotischen

Massenhaftes Auftreten derartiger Bilder läßt annehmen, daß sich in der Wachstumsperiode die Epithelzellen der Schneckeneiweißdrüse ausschließlich oder vorwiegend amitotisch vermehren. Eine karyokinetische Teilung habe ich überhaupt in dieser Drüse nie beobachten können.

3. Einfluß des Hungers.

Einleitung.

Bei Nahrung- und Wassermangel ziehen sich die Schnecken in ihre Gehäuse zurück und schließen die Mündung derselben durch eine dünne Membran — ein Ausscheidungsprodukt ihrer Mantel- und Fußdrüsen. Dauert die Karenz länger, dann kontrahieren sich die Tiere immer stärker, so daß der Mantelrand ganz in die Tiefe der untersten Windung zu liegen kommt, und es wird gewöhnlich nach einwärts von der ersten eine zweite, oft noch eine dritte, Membran gebildet. In diesem Zustande — eines Hungerschlafes, können sie monatelang verharren. Individuen von *Helix pomatia* erwiesen sich resistenter als die von *Helix arbustorum.* Wie ich bereits in einer früheren Arbeit bemerkte, in welcher ich einige Beobachtungen über den Verlauf der Gewichtsabnahme hungernder Schnecken zusammenstellte (7), liegt die Ursache dieses Unterschiedes wahrscheinlich darin, daß bei den Weinbergschnecken, welche normalerweise an trockeneren, mehr offenen Standorten leben, der Organismus besser an Nahrungs- und Wassermangel angepaßt, die Fähigkeit, den Stoffwechsel für langdauernde Perioden herabzusetzen, ihm tiefer eingeprägt ist. Die Sterblichkeit — in den ersten Wochen bei beiden Arten verschwindend — steigt bei *Helix arbustorum* schon am Ende des zweiten Monats über 50%; bei *Helix pomatia* erreicht sie diesen Wert erst im sechsten Monat.

Ich lasse hier die an *Helix pomatia* gemachten Beobachtungen folgen, und zwar nur die erste fünfmonatige Karenzperiode betreffend, inner-

---

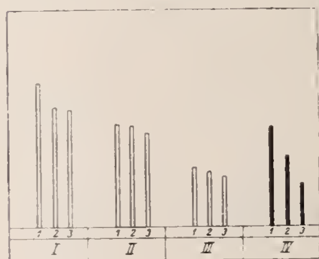
Kerndurchschnürung existieren, und in den letzten Jahren immer zahlreicher, besonders bei den Protisten geschildert werden. Es wird immer häufiger die Meinung ausgesprochen, daß sich diese beiden Teilungstypen nicht prinzipiell unterscheiden. Als Kennzeichen der Mitose galt die Bildung eines komplizierten karyokinetischen Apparates, welcher die genaue Halbierung des entsprechend umgestalteten Chromatingerüstes ermöglicht. Bei den genannten Übergangsformen scheint die Genauigkeit der Halbierung des Kerngerüstes — trotzdem die karyokinetische Figur nicht ausgebildet wurde — oft derjenigen der Karyokinese nahe zu kommen. In unserm Falle — einer durch Plasmosomenteilung eingeleiteten Amitose — ist es wahrscheinlich, daß die Zweiteilung der Plasmosomen für die regelmäßige Gestaltung der ganzen Teilung von Einfluß ist.

halb deren man bei langsam steigender Sterblichkeit mit größter Wahrscheinlichkeit darauf rechnen kann, daß man nicht mit erkrankten Organismen zu tun haben wird.

Die im Freien gesammelten Tiere wurden in hölzernen Schachteln oder Glasschalen, trocken und in gewöhnlicher Zimmertemperatur gehalten. Schon am 3. oder 4. Tage wurden gewöhnlich die membranösen Deckel gebildet, die Tiere krochen nicht mehr heraus.

Beim Herauspräparieren der Geschlechtsorgane einer ausgehungerten Schnecke fällt es vor allem auf, in wie hohem Grade die Eiweißdrüse der Reduktion unterliegt. Unter normalen Verhältnissen und bei geschlechtsreifen Schnecken besitzt die Drüse ein ansehnliches Volumen, kann an der Übergangsstelle in den Oviduct denselben zwei- bis dreimal an Breite übertreffen. Sie ist milchfarbig, von weich schwammiger Konsistenz. Schon nach zweimonatigem Hunger verschmälert sie sich stark, gewöhnlich bis zur Breite des Oviducts und erscheint dann um so deutlicher als eine direkte Fortsetzung desselben. Die Farbe wird gelb, dann orange bis braun, das Gewebe dichter und wasserärmer. Um den Grad ihrer Reduktionsfähigkeit mit demjenigen andrer Teile des Gonoductensystems zu vergleichen, stelle ich in Textfig. 4 einige Messungen zusammen. Sie beziehen sich auf drei Weinbergschnecken, von welchen eine in normalen Verhältnissen, eine nach viermonatigem Hungern und eine am Ende der Winterschlafperiode getötet wurden. Es wurden Tiere von genau gleicher Größe gewählt und von den an ihnen ausgeführten Messungen kommen hier folgende in Betracht: 1. Länge des Spermoviductes von der Anfangsstelle der Eiweißdrüse bis zum Austritt des Vas deferens (I), 2. Länge des Vas deferens (II), 3. Länge der Vagina, samt dem Pfeilsacke gemessen (III) und 4. Länge der Eiweißdrüse (IV).

Textfig. 4.



Graphische Darstellung der Länge einiger Organe des Genitalapparates.
I, Ovidukt; *II*, Vas deferens; *III*, Vagina mit Pfeilsack; *IV*, Eiweißdrüse; *1*, normaler Zustand; *2*, nach dem Winterschlaf; *3*, nach 6monatigem Hungern.

Die Tafel zeigt, daß die Länge der drüsigen Teile (Spermoviduct und Eiweißdrüse) bedeutend stärker reduziert wird, als der nichtdrüsigen (Vagina, Pfeilsack, Vas deferens). Der Spermoviduct — ein zum Teil leitendes, zum Teil secernierendes Organ — bleibt ebenfalls bezüglich der Größenabnahme hinter der Eiweißdrüse zurück.

Der Größenabnahme des ganzen Organs entspricht, richtiger es liegt ihr zugrunde, eine gewaltige Verminderung der Tubuli und einzelner Zellen. Die Textfig. 5, in welcher Querschnitte zweier Drüsentubuli (*a* und *b*), der erste aus einer normalen, der zweite aus einer stark reduzierten Drüse, unter gleicher Vergrößerung skizziert wurden, gibt einen Begriff davon, wie weit diese Größenabnahme geht. Die Erforschung

Textfig. 5



Querschnitte zweier Drüsentubuli, *a*, einer normalen, *b*, einer stark reduzierten Eiweißdrüse.

der Veränderungen, welche durch diesen Vorgang im Zellbau hervorgerufen werden, bildete eben den Zweck meiner Untersuchungen.

a) Einfluß des Hungerns auf den Bau der Drüsenkerne.

Die ersten Veränderungen, die man an den Drüsenkernen bemerkt, bestehen in einer geringen, aber immerhin meßbaren Volumenzunahme und dem Übergang der körnchenförmigen Anordnung des Chromatins in eine strangförmige. Diesen Vorgang sehen wir schon in den Präparaten einer seit 2 Wochen hungernden *Helix arbustorum* angebahnt. Ein Vergleich der Kerne in den aus diesen Präparaten stammenden Zellen der Fig. 7, 8, 10 (Taf. XXVII) mit denjenigen der Fig. 1 oder 2 zeigt, daß die Chromatinkörnchen seltener werden, während sich die zwischen ihnen gespannten dünnen Fädchen zu dickeren Strängen und Bändern umbilden. Schon in diesen frühen Hungerstadien werden die Kerne etwas reicher

an färbbaren, und zwar besonders an amphi- und oxychromatischen Substanzen. In den Sommerpräparaten, von welchen wir ausgingen, färbte sich innerhalb des Kernbläschens nur das kleine Plasmosom amphichromatisch. Hier wird erstens dasselbe bedeutend größer (wie ein Vergleich der Fig. 7 mit der Fig. 1 zeigt), zweitens treten Körnchen und Bröckchen einer entweder mit ihm gleichsinnig oder oxychromatisch gefärbten Substanz auf, in manchen Kernen über das ganze Kerninnere zerstreut, häufiger in einer Gegend an der Peripherie angehäuft (Fig. 9, Taf. XXVII), wo sie oft ansehnliche Massen bilden. Wird Hämatoxylin mit Nachfärbung im Gemisch von Eosin und Orange gebraucht, oder Gentianaviolett mit Nachfärbung im Orange, dann färben sich diese Körnchen orange, stellenweise mit leichtem Anflug von hellblauer, oder hellvioletter Farbe; bei Ehrlich-Biondischer Färbung erscheinen sie graurot. Da die Zahl der Körnchen des Basichromatins, im allgemeinen der Gehalt an Basichromatin zu dieser Zeit kaum gesteigert zu sein scheint, wird die Chromatizitätzunahme der Kerne im Beginn des Hungerns hauptsächlich durch das Auftreten im Kerninneren dieser oxy- und amphichromatischen Substanzen bedingt. Die Gestalt der Kernbläschen bleibt in diesen Präparaten meistens noch normal. Unregelmäßige Formen, wie diejenige in Fig. 9, welche an Bilder pathologischer Kernknospung erinnern, sind selten. Viel häufiger sieht man durch Kontakt mit Secretvacuolen hervorgerufene Deformationen: Einbuchtungen, welche das ursprüngliche Kernbläschen oft zu einer Schale umgestalten können (Fig. 7, 10 u. 12). Dabei kann die Kernmembran in Zipfeln auslaufen (Fig. 12), die in die plasmatischen Vacuolenwände tief eindringen. Diese Bilder können nur im Zusammenhang mit gewissen, gleichzeitig an den Drüsengranuli stattfindenden und weiter unten zur Besprechung kommenden Prozessen verstanden werden.

Präparate der Eiweißdrüse einer seit 4 Wochen hungernden Weinbergschnecke zeigen, daß die Chromatizitätszunahme der Drüsenkerne bedeutend fortgeschritten ist (Fig. 13—17, Taf. XXVII). Das Chromatin ist meist in dicken, kurzen Bröckchen und Strängen verteilt. Amphichromatische Gebilde — also auch Plasmosomen — sind weniger vertreten, als dies am Beginn der Karenz der Fall war. Kleine Kügelchen einer in diesem Sinne (hier beim Gebrauch des Heidenhain mit Nachfärbung im Orangegraugelb) gefärbten Substanz sind in dem Kerne der Fig. 14*a* zu sehen. Sie liegen hier dicht unter der Kernmembran an der Stelle, wo diese dem Druck einer analog gefärbten Secretkugel nachgebend, abgeplattet erscheint. Jm Gegensatz zu der amphichromatischen ist die basichromatische Substanz hier viel reichlicher angesammelt. Vor

allem sind diese Präparate charakterisiert durch einen Reichtum an Karyosomen, die in verschiedener Größe und Anzahl, oft zu fünf in einem Kernbläschen auftreten. Da hier dicht nebeneinander liegende Zellen oft in sehr ungleichem Grade von der Inanition betroffen sind, und man auf einem Gesichtsfelde leicht eine Reihe successiver Inanitionsstadien zusammenstellen kann, so kann ein Zusammenhang der Aufmerksamkeit nicht entgehen, welcher zwischen dem Entleerungsgrade der Zellen und der Chromatizität ihrer Kerne besteht. Je weiter die Entleerung und damit auch die Volumenabnahme der Zelle fortgeschritten ist, um so reicher sind die Kerne an chromatischem — hier schon an basichroma-

Textfig. 6.



tischem Inhalt. Die in der Textfig. 6, oder in der Fig. 15 zusammengestellten Zellen, untereinander verglichen, lassen diesen Zusammenhang deutlich erkennen. In der Zelle *a* der Fig. 15 ist das Secret noch in ansehnlicher Menge vorhanden. Die Zelle hat zwar an Größe stark abgenommen, behält aber noch den Bau einer tätigen Eiweißdrüsenzelle. Der Kern unterscheidet sich von den normalen durch größeres Volumen und unregelmäßige Anordnung des Chromatins, — an Menge der chromatischen Substanzen ist er ihnen dagegen ziemlich gleich. Die nächstfolgende Zelle *b* enthält nur wenige Reste der Secreta, das plasmatische Gerüst ist auch stark angegriffen. Im Kernbläschen sind drei Karyosomen aufgetreten, und es hat auch das Karyoenchym an Färbbarkeit zugenommen. In den noch mehr entleerten und noch kleiner gewordenen Zellen *c*, *d* und besonders *e* wird die Chromatizitätzunahme der Kerne immer stärker ausgesprochen. Ähnliches zeigt ein Vergleich der Zellen 1, 2 und 3

in der Textfig. 5. Die Größenunterschiede der Kerne sind hier noch deutlicher. Die Zellen 4 und 5 zeigen weitere Veränderungen im Bau der Zellkerne, die hier nur selten an einigen Zellen in der peripherischen Zone der Drüse zu beobachten sind, in mancher Hinsicht aber von besonderem Interesse zu sein scheinen. Wie aus dem Gesagten folgt, sind im allgemeinen die Kerne entleerter Zellen an Chromatin überreich. Nun findet man in der peripherischen Gegend der Drüse, wo die Inanition stets rascher als in den centralen Teilen fortschreitet, einige leere Zellen mit auffallend chromatinarmen Kernen. Man sieht in solchen Zellen gewöhnlich zahlreiche feine basichromatische Körnchen, zum Teil im Cytoplasma zerstreut, hauptsächlich aber in der Umgebung der Kerne angehäuft (Fig. 4 u. 5 der Textfig. 6, Fig. 16, Taf. XXVII *chr*). Wir können uns diese Bilder nur dadurch entstanden denken, daß das übermäßige Chromatin aus einigen Zellkernen in Form dieser Körnchen entfernt und das Kernbläschen somit entleert wurde. Es erinnert diese Erscheinung lebhaft an einige bekannte Fälle der Chromidienbildung. Da sie hier zu vollständigem karyolytischem Schwund des Kernbläschens zu führen scheint (Fig. 16 u. 17), können wir sie nur zu den degenerativen Erscheinungen zählen. Die Beobachtung einiger Vorgänge, welche beim Auffüttern ausgehungerter Tiere in dem Gewebe stark reduzierter Eiweißdrüsen auftreten, wird uns weiter zeigen, daß sich die Kerne bei beginnender Restitution in einer ganz analogen Weise ihres übermäßigen Chromatins entledigen und daß somit derselbe Prozeß unter andern Bedingungen als regulatorisch bezeichnet werden darf. Wir begegnen hier einer Schwierigkeit, die uns auch ferner bei jedem Versuche, die im Laufe der Karenz auftretenden degenerativen Erscheinungen von den regulatorischen streng auseinanderzuhalten, entgegentritt. Das gleichzeitige Auftreten und Ineinandergreifen dieser Erscheinungen ist für den Hungerzustand charakteristisch. Der Nahrungsmangel schafft Verhältnisse, bei welchen gewisse, in jedem Organismus in verschiedenster Gestalt vorhandene Reservestoffe verbraucht werden, die in normalen Verhältnissen unangegriffen bleiben; in anormalen dagegen eine Zeitlang nicht nur zur Erhaltung der resistenteren Teile des Körpers genügen, sondern auch noch deren fortdauerndes Wachstum ermöglichen. In dieser Einrichtung liegt eine regulatorische Erscheinung vor, sie ist aber schon ihrem Wesen nach mit destruktiven Prozessen, mit Degenerationserscheinungen eng verknüpft, da eben häufigst als Reservenahrung die weniger resistenten Gewebekomplexe, in einzelnen Zellen die weniger resistenten Zellkomponenten dienen. Die Möglichkeit einer Verwendung destruktiver Prozesse zu regulatorischen Zwecken wurde von Driesch hervorgehoben (4). Er

macht darauf aufmerksam, daß die beim Hunger angegriffenen Reserven oft zu echtem Aufbau Verwendung finden, »aber selbst dann hätte dem, schon um sie transportabel zu machen, eine Destruktion voranzugehen, und solches wird stets der Fall sein, wenn Reserven zu energetischen Spezialzwecken herangezogen werden. Das Regulatorische erstreckt sich hier also in erster Linie auf Destruktion« (Seite 4). Für den Schneckenorganismus, der an Reservestoffen reich ist, sich durch die Fähigkeit, den Stoffwechsel für langdauernde Perioden beträchtlich herabzusetzen auszeichnet, und in dem infolgedessen die Inanition besonders langsam verläuft, trifft das Gesagte ganz besonders zu.

Eine ganze Reihe von Prozessen, die, wenn die Inanition ungestört fortdauert, zum Zerfall des Drüsengewebes beitragen, können beim ersten Anlaß, also bei Auffütterung ausgehungerter Tiere zum Zwecke der Herstellung normaler Verhältnisse direkt verwertet werden. Zu solchen Prozessen gehört die oben besprochene Chromidienbildung. Hier, bei Fortdauer des Hungerns, gipfelt sie in der vollständigen Auflösung des Kernbläschens.

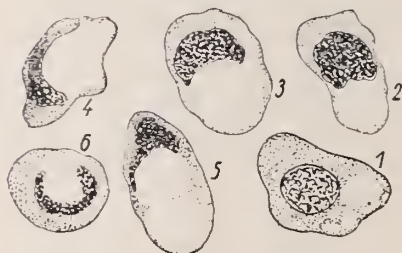
Die zahlreichen Karyosomen, die wir nach einmonatigem Hungern in den Drüsenkernen auftreten sehen, bestehen nur kurz. In den Präparaten der Eiweißdrüse einer seit 2 Monaten hungernden Weinbergschnecke finden wir sie nicht mehr. Die Kerne sind hier mit kurzen basichromatischen Stäbchen und Bröckchen (Fig. 18—22) dicht gefüllt. An Größe haben sie noch bedeutend zugenommen. Ihre auffallende Färbbarkeit beruht darauf, daß sich das Karyoenchym immer intensiver, und zwar zur Basophilie neigend, mitfärbt. Die oben erwähnten, durch Kontakt mit Secretklumpen oder mit den von ihren Lösungsprodukten gefüllten Vacuolen hervorgerufenen Deformationen der Kernbläschen sind häufiger geworden. Die Textfig. 7, die Fig. 18, 19, 20 zeigen verschiedene Stadien dieser Umgestaltung der Kernbläschen in tiefe, die Secretvacuolen umschließende Schalen.

Auch hier treten innerhalb der Kerne, gewöhnlich dicht unter der Kernmembran an den Stellen, wo sie im Kontakte mit Secretresten steht, Körnchen einer mit Secretresten identisch — hier also dunkel amphichromatisch gefärbten Substanz auf. Sie werden offenbar rasch weiter umgesetzt, sind nur in denjenigen Kernen zu finden, welche in der Nähe noch nicht entleerter Vacuolen liegen. Wo die Secretreste vollständig verbraucht zu sein scheinen, enthalten die Kerne schon in diesen Präparaten ausschließlich basichromatisch färbbare Bestandteile. Da die Zunahme an Basichromatin in solchen Kernen die Regel ist, scheint es wahrscheinlich, daß auch hier in ähnlicher Weise, wie wir es am Beginn

der Karenz gesehen haben, die amphichromatische Substanz alsbald nach ihrem Auftreten im Kerninnern ins Basichromatin umgewandelt wird.

In Fig. 20 (Taf. XXVII) sieht man eine Secretreste enthaltende Vacuole vollständig vom Kerne umschlossen, intranucleär liegen. Ihr Inhalt ist noch mit demjenigen freiliegender Vacuolen identisch: eine feinkörnige, amphichromatische Masse. Darüber aber liegen schon einige Bröckchen einer basichromatischen Substanz zerstreut. Da die alte Kernmembran an ihrer ganzen, die Vacuole umschließenden Fläche resorbiert wurde, scheint diese wirklich dem Kern einverleibt, zur Neubildungsstätte seines Chromatins geworden zu sein. Dadurch läßt sich auch die Tatsache erklären, daß in solchen intranucleären Vacuolen kleine Plasmosomen, welche in vorausgehenden Hungerstadien nicht zu finden waren, aufzutreten pflegen (in Einzahl in Fig. 29). Bekanntlich begleitet das Auftreten der Plasmosomen assimilatorische Vorgänge und Perioden des Chromatinwachstums.

Textfig. 7.

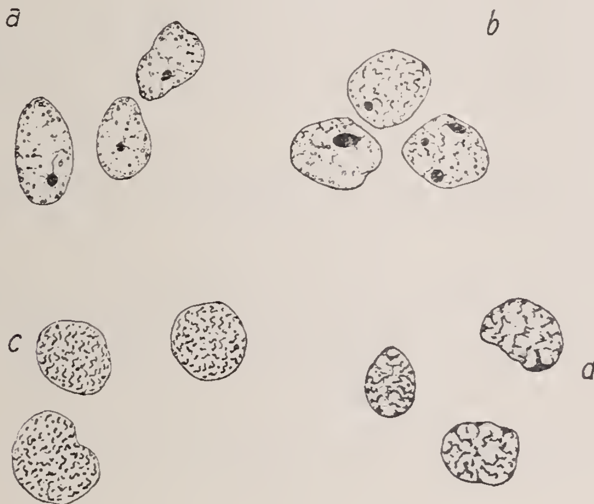


Der weitere Verlauf der Kernveränderungen kann an Hand einiger Präparate vom Ende des vierten und fünften Hungermonats verfolgt werden. Für die meisten Drüsenkerne dieser Präparate (*c* und *d* der Textfig. 8, die meisten Kerne der Fig. 23—30) sind eine fortdauernde Zunahme an Basichromatin, gleichmäßige Verteilung desselben, und eine geringe Schrumpfung, die besonders im fünften Monat sich merkbar macht, charakteristisch.

Die Kerne bleiben größer, als sie in den normalen Eiweißdrüsenzellen waren, von dem im zweiten Hungermonat erreichten Volumen haben sie aber etwas eingebüßt. Sie liegen oft in hellen Höfen, welche sich gegen das umgebende Plasma deutlich abheben. Das chromatische Gerüst scheint ausschließlich aus Basichromatin zu bestehen, amphichromatische Substanz ist nicht mehr zu finden. Wie wir aus den Textfig. 8 und 11 und den Fig. 23—30 sehen, ist das Chromatin in Form von ziemlich dicken Stäbchen über das Kerninnere dicht und gleichmäßig zerstreut, die Kernmembran bleibt erhalten, Kernkörperchen fehlen.

Neben diesen noch intakt bleibenden Kernen findet man in den Präparaten vom fünften Hungermonat auch zahlreiche im Zerfall begriffene. Ihre Degeneration kann sich verschieden gestalten. Am häufigsten werden drei Degenerationstypen gefunden: Pyknose, degenerative Karyorhexis und Karyomeritenbildung. In Fig. 28 (Taf. XXVIII) sieht man in allen drei Kernen eine Verdichtung des Chromatins, infolge der die Kerne beinahe homogen, tief basichromatisch gefärbt erscheinen. Auf solche Znstände folgt ziemlich oft eine Kondensation der chroma-

Textfig. 8.



Veränderungen in den Kernen der Eiweißdrüsenzellen während des Hungerns.
***a*, Kerne normaler Drüsenzellen (zum Vergleich), *b*, nach 6wöchiger, *c*, nach 10wöchiger, *d*, nach 16wöchiger Karenz.**

tischen Gerüste zu form- und strukturlosen, ganz homogen gefärbten Klumpen.

Diese Form der Degeneration wird gewöhnlich als Pyknose bezeichnet. Ihr extremes Beispiel wird von dem mit *pkn* bezeichneten Kerne der Fig. 25 (Taf. XXVII) gegeben.

Als degenerative Karyorhexis bezeichne ich die durch Auflösung der Kernmembran bedingte Zerstreuung des Chromatins im umgebenden Plasma: bei weitem die häufigste Degenerationsform (Fig. 25, 24, 27 *krx*).

Die Karyomeritenbildung besteht im Zerfall der großen, hyperchromatischen Drüsenkerne in eine Anzahl von winzigen Bläschen, steht also

der Karyorhexis nahe, unterscheidet sich von ihr dadurch, daß jedes von den beim Zerfall eines Kernes gebildeten Bläschen eine deutliche Membran, regelmäßige Gestalt und offenbar außerhalb des Chromatins auch etwas vom Karyoenchym besitzt (Fig. 23 *krm* und 26, Taf. XXVII), man könnte beinahe sagen, ein Kern im kleinen ist. Diese Bläschen scheinen ihre Individualität ziemlich lange zu bewahren; ich sah sie in noch viel späteren Hungerstadien als die hier zur Besprechung kommenden deutlich erhalten. Dieser Prozeß scheint mir der von zahlreichen Autoren (Rubaschkin [1906], Bury [1913], v. Kostanecki [1912] u. a.) in den Eizellen beobachteten Karyomeritenbildung gleichsinnig zu sein. Wie ich es noch weiter erörtern werde, gehört er ebenfalls zu den Prozessen, welche bei fortdauerndem Hungern ihrem Effekte nach degenerativ sind, unter Umständen aber — also bei Auffütterung — eine regulatorische Bedeutung gewinnen.

Als spezieller Fall der Karyorhexis mag noch erwähnt sein ein Ausfluß des Chromatins aus dem Kernbläschen in zahlreichen parallel geordneten, geschlängelten Strängen (Kerne *zfk* in den Fig. 23 und 24, Taf. XXVII).

Im sechsten Hungermonat werden degenerierende Drüsenkerne immer häufiger. Es wäre kaum möglich, diese Erscheinungen eingehend zu schildern und zu klassifizieren. Es sei nur betont, daß im allgemeinen solche Degenerationsbilder vorherrschen, in welchen der Zerfall des Kernbläschens und Zerstreuung des Chromatins im umgebenden plasmatischen Geflechte das Wesentliche bilden. — Pyknose bleibt selten.

Die Untersuchung der Veränderungen, welche der Hunger im Bau der Drüsenkerne hervorruft, zeigte nun, daß von Anfang an bis zu den Stadien, in welchen degenerative Erscheinungen Oberhand gewinnen, der Gehalt an chromatischen Substanzen continuierlich gesteigert wird. Dabei scheinen amphichromatische Körnchen — welche zuerst beim Beginn der Karenz und dann wiederum in den Stadien, wo die letzten Secretreste verbraucht werden, in den Kernbläschen auftreten — ähnlich wie die Plasmosomen nur die Bedeutung kurzdauernder Übergangsstadien in einem Prozesse zu besitzen, der, seinem Effekte nach, als Prozeß der Ausarbeitung des Basichromatins bezeichnet werden darf.

b) Einfluß des Hungers auf die Drüsenkörnchen und die Plasmaleiber der Drüsenzellen.

Wie Textfig. 5 (*a* und *b*) zeigte, wird die Volumenabnahme der Drüsenzellen vor allem durch Schwund der Drüsenkörnchen bedingt.

Eine Entleerung der Zellen nach außen findet dabei nicht statt. In den Präparaten aller Hungerstadien wie auch sonst, die Zeit der Eiablage ausgenommen, sind die Tubuli leer. Das centrotubulöse Syncytium bleibt bis in späte Karenzstadien, in welchen man von den Drüsenkörnchen kaum spärliche Reste findet, deutlich erhalten. Die darin liegenden Kerne scheinen unverändert, die Cilien, welche seine Oberfläche stellenweise trägt, vielleicht sogar etwas länger geworden. Das Bestehen der syncytiellen Schicht und der Mangel irgendeines färbbaren Inhalts in den Tubuli sprechen dafür, daß die Drüsenkörnchen innerhalb der Zellen gelöst und an der Stelle verbraucht oder irgendwie umgebildet werden. Die Lösung beginnt frühzeitig. Ihr Auftreten wird hier stets das erste Anzeichen beginnender Wirkung des Hungerns sein. Dennoch dauert der Verbrauch der Drüsenkörnchen im ganzen ziemlich lange. Noch nach 2 Monaten findet man ansehnliche Reste der Secretsubstanzen, Spuren davon sogar nach 5 Monaten.

Das Wesentliche bei dem Zerfall der Drüsenkörnchen besteht darin, daß 1. die diskreten Körnchen zu größeren Klumpen und Massen untereinander verschmelzen, daß also ihre Individualität aufgehoben wird, und 2. daß die verschiedenen Substanzen, aus welchen die Körnchen aufgebaut waren, sich voneinander trennen. Die letztere Erscheinung bezeichne ich als Entmischung, ohne selbstverständlich behaupten zu wollen, es sei tatsächlich eine Entmischung im chemischen Sinne des Wortes.

Bei der Besprechung der Entwicklung der Eiweißkörnchen haben wir die verschiedenen Substanzen oder vielleicht die durch verschiedene Färbung sich kennzeichnenden Zustände der Grundsubstanz, aus welcher sie gebaut sind, kennen gelernt. Die basophilen Primärgranula wuchsen zu amphichromatischen Kügelchen an, diese differenzierten sich in einen dunkel amphichromatischen bis basophilen Teil (die Kapuze) und einen hell amphichromatisch bis eosinophil gefärbten (den Träger). Schon in den normalen Sommerpräparaten konnte man an einigen großen Körnchen, die offenbar zu zerfallen begannen, eine Entmischung beobachten — und zwar im Bereich des Trägers. Es bildeten sich hier Flöckchen amphichromatischer Substanz, das übrige färbte sich immer reiner oxychromatisch. Eben diese oxychromatischen Teile zeigten einen feinkörnigen Zerfall.

Dieser Entmischungsprozeß wird nun unter der Einwirkung des Hungerns enorm gesteigert und beschleunigt. Daneben, scheinbar aber nicht mit ihm in gesetzmäßiger Weise verknüpft, beginnt die Verschmelzung der Drüsenkörnchen zu größeren, formlosen Massen. Bei der Ent-

mischung wird zuerst eine rein basophile Substanz abgetrennt. Wie man in Fig. 7, 8 u. 10 (Taf. XXVII) sieht, erscheinen an der Peripherie einzelner Körnchen (Fig. 7) oder der durch ihre Verschmelzung gebildeten Massen (Fig. 8 u. 10) winzige dunkle Körnchen: Sekundärgranula (*sg* in den Fig. 8 u. 10). Zu dieser Zeit, aus welcher diese Präparate stammen, also bei einer seit 2 Wochen hungernden Weinbergschnecke, findet man diese Körnchen zum Teil noch in dieser intravacuolären Lage, offenbar erst abgespalten (Fig. 8), — meistens aber liegen sie schon in den Wabenwänden, oder, weiter zurückgezogen basal im perinucleären Drüsenplasma (Fig. 8 u. 10). In dieser Rückkehr der Sekundärkörnchen zu einer den im Beginne ihrer Entwicklung stehenden Primärkörnchen eigenen Gestalt und Lage sehen wir wichtigen Beweis dafür, daß mit dem Erreichen des Halbmondkörperchenstadiums ihre evolutive Fähigkeit keineswegs erschöpft wurde.

Nach der Abspaltung dieser dunkel basophilen Substanz bleiben die Secretkugeln immer noch, bei kleineren homogen, bei größeren zum Teil amphichromatisch gefärbt. Es besteht nun die weitere Entmischung in einer Sonderung der amphichromatischen Substanz von der rein eosinophilen.

Schon ein Vergleich der Fig. 7 und 8 oder 10 und 11 beweist, in wie verschiedener Weise diese Sonderung durchgeführt werden kann. An einigen Kugeln wird sich die amphichromatische Substanz, ähnlich wie es in der basophilen geschehen, an der Oberfläche in Form kleiner Körnchen sammeln, an andern bildet sie Buckel (Hörner), schalenförmige Protuberanzen, oder wird, über das ganze Gebiet der Secretklumpen gleichmäßig verteilt, in winzigen Körnchen abgesondert. Das Endresultat ist in allen weiter reduzierten Zellen gleich: die oxychromatische Substanz der Träger fließt zu größeren Massen zusammen, welche gestaltlos, in körnigem Zerfall begriffen sind, — die amphichromatische bildet schärfer konturierte Körperchen, welche ebenfalls untereinander verschmelzen und große Kugeln bilden.

Diese Verschmelzungstendenz scheint sich auch auf die intraplasmatisch gelegenen basophilen Körnchen zu erstrecken: statt der diskreten Körnchen der ersten Reduktionsstadien (Fig. 7) findet man in weiter reduzierten Zellen (Fig. 9 u. 12) die offenbar durch ihre Verschmelzung entstandenen, rein basophilen Kugeln.

Klumpen der eosinophilen Substanz sammeln sich an der Kernmembran und bilden in derselben, wie bei Besprechung der Kernveränderungen erwähnt wurde, tiefe Einbuchtungen. Hier setzt sich ihr Zerfall weiter fort. Daß die schon in diesen Stadien beginnende Volumen-

und Chromatizitätszunahme der Kerne mit dieser Zersetzung der an ihrer Peripherie angesammelten Secretmassen in direktem Zusammenhange steht, dafür zeugen sowohl das successiv fortschreitende Einverleiben der Secretvacuolen den Kernbläschen, als auch das Auftreten im Kerninnern — dicht an der Kontaktstelle der Kernmembran mit oxychromatischen Secretmassen — feiner Körnchen einer identisch gefärbten, sonst nie in den Kernen vorhandenen Substanz. Den Durchtritt dieser Körnchen durch die Kernmembran kann man sich in zweifacher Weise vorstellen: entweder ist die Membran porös genug, um ihn ohne weiteres zu ermöglichen, oder es werden die oxychromatischen Secretklumpen an der Kontaktstelle mit dieser Membran teilweise aufgelöst und das Lösungsprodukt dann innerhalb des Kernes wiederum als feinkörniger Niederschlag ausgefällt. Ist das letztere der Fall, so müssen wir postulieren, daß die Lösung unter dem Einfluß des Kontaktes mit der Kernmembran erfolgt, wobei möglicherweise auch diese Membran eine Veränderung ihrer normalen Konsistenz erfährt.

Wir finden in der Drüsenliteratur, welche in den letzten Jahren zahlreiche Angaben über Durchtritt chromatischer Körper bzw. Substanzen durch die Kernmembran gebracht hat, verschiedene Anschauungen über den Mechanismus dieses Durchtrittes.

Eine Zusammenstellung dieser Literatur wird in den Arbeiten von Němec (1910), zum Teil bei Maziarski (1910), in den Handbüchern von M. Heidenhain, Gurwitsch, Prénant, Maillard et Bouin gegeben. Besonders interessant scheint mir die diesbezügliche Auseinandersetzung zu sein, die wir in der neu erschienenen Arbeit von v. Kemnitz finden. »Wenn man sich die Kernmembran von ähnlicher Beschaffenheit denkt« — sagt v. Kemnitz — »wie die Plasmahaut Overtons, so kann eine Chromidienbildung offenbar nur so zustande kommen, daß die aus dem Kern austretende Subtsanz, die man sich in fortwährend weiterschreitendem Abbau begriffen denken muß, zunächst ein Stadium erreicht, auf dem sie in der Kernmembran löslich ist, ebenso wie die Kernmembran in ihr. Auf diese Weise könnten also auch partielle Lösungen der Kernmembran erfolgen.« »Ich kann mich der Vorstellung, daß die Chromatinabgabe durch Osmose erfolgt, nicht anschließen, denn erstens kann das Chromatin als Eiweißverbindung und somit kolloidale Substanz nicht durch Membranen diffundieren, und zweitens wäre nicht zu verstehen, warum, falls durch die Kernmembran Chromatin diffundieren kann, sich jemals ein chromatinreicher Kern in einem chromatinarmen oder gar-freien Plasma finden könnte.«

Stets wird diese Substanz in erster Linie verbraucht. Von den beiden andern unterscheidet sie sich wesentlich dadurch, daß sie vom Beginn der Entmischung an nie gut gestaltete Körper, stets formlose Massen bildet. In folgenden Karenzstadien, so in den Präparaten einer seit 4 Wochen hungernden Weinbergschnecke, finden wir diese oxychromatische Substanz nicht mehr. Diese Präparate sind charakterisiert durch das Vorkommen in den meisten Zellen einiger großer Kugeln, von welchen

sich die einen tief basophil, die andern meist dunkel, seltener hell amphichromatisch färben. Es sind eben Umbildungsprodukte der beiden in ersten Karenzstadien entmischten Substanzen. Die Kugeln liegen meist in den Secreträumen, nur einige von den dunkeln noch intraplasmatisch. Diese Bilder können durch die Annahme erklärt werden, daß die Sekundärkörnchen, nachdem sie sich im Beginn der Entmischung in die intraplasmatische Lage zurückzogen, hier dann untereinander verschmelzen und wiederum in die Vacuolenräume überwandern.

Die meisten Kugeln stehen in ähnlichen Lagebeziehungen zu den Kernbläschen, wie wir es für die oxychromatischen Massen bereits geschildert haben: dicht in der Nähe der Kernmembran (Fig. 14 u. 15 *a* u. *b*) in verschieden tiefen Einbuchtungen derselben (Fig. 14 u. 15 *e*), oft in einer schon intranucleär liegenden Vacuole (Fig. 13 u. 15 *c* u. *d*).

Diese Erscheinungen könnten wohl, wenn man nicht den Weg, auf welchem sie entstanden sind, verfolgt und die darauffolgenden Veränderungen im Bau der Kerne beobachtet hätte, als Austritt geformter chromatischer Kernbestandteile von dem Kernbläschen ins Plasma gedeutet werden. Die Tatsache aber, daß auf diejenigen Karenzstadien, in welchen sich diese Bilder häufen, die Zeit einer starken Chromatizitätszunahme folgt, während man ja bei einem in solcher Verbreitung auftretenden Auswandern von Chromatinkörpern unbedingt eine Abnahme derselben wahrnehmen müßte, deutete darauf hin, daß es sich eher um eine Ein- als um eine Auswanderung handeln kann.

Ein Überwandern chromatischer Körper aus dem nucleären auf das plasmatische Gebiet, woselbst sie ihre funktionelle Bedeutung erhalten oder eine neue gewinnen können, wurde bekanntlich vielfach und an reichem Material, besonders in reifenden Eizellen und in den Drüsenzellen, beobachtet. Es wäre nicht möglich, hier die zahlreichen neuen diesbezüglichen Literaturangaben (die älteste Arbeit würde wohl diejenige von Ogata sein) zu berücksichtigen, auch brauche ich nicht auf Zusammenfassungen dieser Literatur zu verweisen: man findet sie in jedem der neuen cytologischen Handbücher. Das Tatsachenmaterial, welches durch diese Literatur gebracht wird, genügt reichlich, um die Annahme als bewiesen zu betrachten, daß der Kern geformte chromatische Bestandteile an das Plasma abgeben kann und daß man bei Schilderung oder Betrachtung der Bilder eines Durchtrittes derartiger Körper durch die Kernmembran nicht mehr zu fürchten braucht, man hätte unbewußt etwaigen »Artefakten« zu viel Beachtung geschenkt. Anders verhält sich die Sache, wenn man den Durchtritt geformter und als Komponenten der Zelle aufzufassender Körper aus dem Plasma in das Kern-

bläschen — also in inverser Richtung — zu sehen glaubt, wie wir dazu durch die Betrachtung unsrer Präparate der Eiweißdrüse vom Beginn des zweiten Hungermonats veranlaßt wurden. Man verläßt nun den festen Boden bekannter Tatsachen. Zwar dürfte das Wesentliche an der Erscheinung — daß nämlich das Protoplasma bei der Chromatizitätszunahme der Kerne mitwirkt — nicht befremdend erscheinen. Bei der Chromatinsynthese, welche überall dort stattfinden muß, wo mit dem Zellwachstum oder infolge irgendwelcher Bedingungen des Zellebens der Kern und sein chromatisches Gerüst wachsen, bildet sich das Chromatin, wie bekannt, eben auf Kosten gewisser im Plasma ausgearbeiteter Substanzen. Der von Loeb ausgesprochene Gedanke, daß beim Beginn der Entwicklung in befruchteter Eizelle eine intensive Nucleinsynthese die Bedeutung eines entwicklungsauslösenden Faktors gewinnt, gab Anstoß zur Suche nach Materialien, auf deren Kosten diese Synthese erfolgt. Loeb sprach diesbezüglich die Meinung aus, daß hier die reichlich im Eidotter vorhandenen Lecithine vor allem in Betracht kommen.

Neuerdings wird von Godlewski (11), welcher sich dabei sowohl auf eigne Untersuchungen, als auch auf Masings Arbeit stützt, festgestellt, daß das für Kernbildung im Protoplasma präformierte Material sich, noch im Bereich des Cytoplasmas verbleibend, »vom übrigen Protoplasma abtrennt und tinktoriell nachweisen läßt«.

Ich kann hier nicht auf die wichtige Frage der intraplasmatischen Chromatinbildung in den Eizellen näher eingehen: es wäre vorzeitig, nach Analogien für eine Erscheinung zu suchen, die vorerst noch selbst genauer und aus umfangreicherem Material erforscht werden müßte. Nur war es mir wichtig, zu bemerken, daß durch die Forschungen der letzten Jahre bereits festgestellt wurde, daß unter gewissen Umständen ein Übertritt der chromatischen Substanzen aus dem Plasma in das Keimbläschen — mit Bedeutung von Bau- nicht von Nährstoffen verwendet zu werden — als Regel gelten kann.

Ähnlich wurde ja seit langem R. Hertwig (1903) durch Beobachtung innerer Lebensvorgänge der Protistenzelle zu der Meinung gebracht, daß die Chromidialgebilde, zwar von nucleärer Herkunft, aber der Lage nach dem Cytoplasma angehörend, zum »Ausgangspunkt für die Bildung neuer Kerne werden«, was ja dem Wesen nach einer Überlagerung auf nucleäres Gebiet ziemlich gleichkommt.

In allen Fällen aber, wo man die Aufnahme chromatischer Substanzen aus dem Zellplasma in den Kern vermutet oder annimmt, fehlt meist jede nähere Angabe über die Weise, in welcher sie erfolgt. Die Einwanderung geformter chromatischer Körper scheint die am weitesten

liegende von den möglichen Formen dieser Aufnahme zu sein. Ich fand in der Literatur nur in der Arbeit von R. Foot und Strobell (1910) über die Eier von *Allobophora foetida* Beobachtungen, welche für die Möglichkeit ihres Auftretens zu sprechen scheinen, die aber dort keine eingehendere Besprechung und Berücksichtigung in den Abbildungen fanden. Um so erfreulicher war es mir, diese Möglichkeit durch die bereits erwähnten Untersuchungen von v. Kemnitz (1912) alle Rechte zur Erklärung der hier in Betracht kommenden Bilder herbeigezogen zu werden, gewinnen zu sehen. Kemnitz schildert zahlreiche Fälle, wo es sicher ist, daß ein Durchtritt chromatischer Körnchen durch die Kernmembran stattfindet und man nur zu entscheiden hätte, ob er in der Richtung Kern → Plasma, wie gewöhnlich angenommen wird, oder umgekehrt erfolgt.

Sowohl einige von seinen Bildern, wie auch vieles in der sehr eingehenden Schilderung bietet vollkommene Analogie zu den Erscheinungen dar, die wir eben in den Eiweißdrüsenzellen beobachteten. »Es lassen sich direkte Durchtrittserscheinungen des Prochromatins, wie wir das außerhalb der Kernmembran liegende chromatische Material nennen wollen, beobachten. Während etwas weiter von der Kernmembran das Prochromatin in Form größerer Kugeln und Brocken auftritt, wird es nach der Kernmembran zu feinkörniger, um dicht an ihr in diffuser Form zu erscheinen.

Innerhalb des Kernes liegt an den entsprechenden Stellen das Chromatin in gleich feiner Verteilung der Kernmembran angelagert, so daß sich hier Pro- und Innerchromatin überhaupt nicht mehr unterscheiden ließen, wenn nicht die Kernmembran beide trennte.« Diese Schilderung könnte unverändert für die Vorgänge gelten, die wir am Beginn der Karenz in den Eiweißdrüsenzellen sahen — nämlich für die Erscheinungen des Verbrauchs der Trägersubstanz (Fig. 9, 10, 12, 14*a*). Etwas anders erscheinen diese Verhältnisse in den Präparaten, von welchen wir hier ausgingen, da die chromatische Substanz (hier wohl hauptsächlich Kapuzensubstanz) auch in unmittelbarer Nähe der Kernmembran stets die Gestalt einer großen, gut geformten Kugel bewahrt. Um so mehr gilt aber für diese Bilder (Fig. 13, 15 *b—e*), was v. Kemnitz bezüglich der von ihm beobachteten sagt »daß es keinem Zweifel unterliegen kann, daß hier in der Tat ein Durchtritt, entweder von Chromatin ins Plasma oder von Prochromatin in den Kern vorliegt.« v. Kemnitz entscheidet sich für die zweite Annahme aus folgenden Gründen: erstens weil, »wenn das Chromatin in fein verteilter Form die Kernmembran in der Richtung Kern → Plasma passierte, es nicht einzusehen wäre, warum eine Strecke vom

Kern entfernt es wieder zu größeren Brocken und Kugeln zusammenfließen sollte«. Bei der Einwanderung wäre die Zerstäubung in feine Partikelchen insofern begreiflich, als es das Hindurchtreten durch die Kernmembran begünstigen muß. Den weiteren, und wie es mir scheint viel überzeugenderen Grund sieht v. Kemnitz darin, daß die Zellen, um welche es sich handelte, im Wachstum begriffen waren und dementsprechend auch die Kerne wachsen müßten.

Von dieser Beweisführung kann natürlich der erste Beweis für unsern Fall nicht herangezogen werden, da es sich in den geschilderten Bildern des Durchtritts chromatischer Substanzen durch die Kernmembran in gewissen Stadien ausschließlich um Durchtritt gut geformter großer Kugeln handelt — eine »Auflösung in feine Partikeln« findet nicht statt. Der zweite deckt sich zum Teil mit unsern Ausführungen und schließt die Möglichkeit aus, unsre Bilder als Austritt chromatischer Substanzen aus dem Kerne zu erklären. In den hungernden Eiweißdrüsenzellen sind die Kerne ebenfalls im Wachstum und in energischer Chromatinzunahme begriffen. Die Annahme einer nucleopetalen Richtung für diese Durchtrittserscheinungen erscheint hier um so berechtigter, als ja zugleich und auch weit über die betreffenden Stadien hinaus das Protoplasma der Drüsenzellen an Dichte, Volumen und Färbbarkeit abnimmt.

Somit können wir diese Auseinandersetzung mit der Vermutung schließen, daß es sich bei den geschilderten Erscheinungen zum Teil um Verbrauch durch die Kerne der in den zerfallenden Trägerteilen der Drüsenkörnchen dargebotenen Nährstoffe, zum Teil um Rückkehr der einst auf cytoplasmatischem Gebiete tätigen chromatischen (bzw. chromatoplasmatischer) Substanzen ins Kerninnere und zu der Ruheform des Basichromatins handelt.

Reste der Secretsubstanzen sind auch noch in den Präparaten einer seit 8 Wochen hungernden Weinbergschnecke im Bereich des Plasmas in nicht unbedeutender Menge zu finden. Es ist hier aber ein Detritus, in welchem keine Spuren ehemaliger Gestaltung bestehen. Diese Secretmassen (Fig. 18—22, Taf. XXVII) färben sich amphichromatisch und stellen offenbar Zerfallsprodukte einiger im Bereich des Plasmas gebliebener Kugeln dar. In diesem Hungerstadium beginnen die Zellgrenzen undeutlich zu werden. Im unregelmäßigen, plasmareichen Syncytium (Fig. 22) liegen die, die Secretreste enthaltenden, Vacuolen stets in der Nähe der Drüsenkerne. Zahlreiche Bilder verschieden tiefer Einbuchtungen, welche durch Kontakt mit den Secretmassen in den Kernbläschen gebildet werden (Fig. 18, 19, 20, 21, Taf. XXVII; Textfig. 7), bis zu

solchen Bildern, in welchen die Secretvacuolen schon dem Kerne vollständig einverleibt sind, lassen sich hier auch aufs leichteste auslesen. Wie bei Aufnahme der oxychromatischen oder hell amphichromatischen Trägersubstanz im Beginn der Karenz, so scheinen auch hier die feinen Körnchen des Detritus durch die Kernmembran durchzutreten, noch bevor die Vacuole von der Kernschale vollständig eingeschlossen wurde. Dicht unter der Kernmembran, an der Einbuchtungsstelle sind auch hier zahlreiche mit Detrituskörnchen identisch gefärbte Kügelchen zu sehen, die alsbald vollständig verschwinden. In den Kernen, in welchen die Vacuole schon intranucleär liegt, sahen wir die Kernmembran, von der sie zuerst eingeschlossen war, vollständig resorbiert.

Möglicherweise begann diese Resorption frühzeitig und dies erleichterte den Austausch zwischen dem Kern und dem Vacuoleninhalte.

In den Präparaten der seit 18 und 20 Wochen hungernden Weinbergschnecken findet man nur an sehr wenigen Stellen (Fig. 28) über das Syncytium zerstreut oder, wo Zellgrenzen erhalten blieben, in der Nähe der oberen Fläche der Zellen liegend ziemlich kleine, homogen hell amphichromatisch gefärbte Kugeln. Wahrscheinlich sind es im Cytoplasma gebliebene Reste der Secretkörnchen, zu dieser Form wieder umgearbeitet. Überhaupt ist die Verbrauchsweise derjenigen Zerfallsprodukte der Drüsenkernchen, die im Cytoplasma bleiben, schwer zu verfolgen, da sie sich oft beinahe identisch, wie das plasmatische Substrat färben. Was nun das Drüsenplasma anbetrifft, so kommt auf seinem Gebiete der Einfluß der Karenz vor allem darin zum Ausdruck, daß die discreten Zellterritorien zu einem syncytiellen Gewebe verschmelzen.

Wie aus Fig. 22, welche einen Teil des Drüsengewebes vom Beginn des dritten Hungermonats darstellt, ersichtlich, tritt diese Verschmelzung ziemlich frühzeitig auf. Zu dieser Zeit erscheint das syncytielle Gewebe, ähnlich wie auch die plasmatischen Gerüste der intakt gebliebenen Zellen ziemlich plasmareich und intensiv amphichromatisch färbbar. In weiter folgenden Stadien (Fig. 23, 27 nach vier-, Fig. 24, 25 nach fünfmonatiger Karenz) verliert das Plasma rasch an Dichte und wird schon in den Präparaten aus dem vierten Monat zu einem unregelmäßigen Geflechte dünner Plasmafasern.

Das kurzdauernde Dichterwerden des Plasmas erklärt sich zum Teil schon durch die Schrumpfung der Wabenwände bei Entleerung der Waben. Zum Teil aber scheint es darauf hinzudeuten, daß neben dem Verbrauch der Secretsubstanzen durch die Kerne die Secretreste teilweise auch im Drüsenplasma verbleiben und hier umgebildet werden können. Darin würde auch das Auftreten der Parasomen im Plasma ausgehungerter

Eiweißdrüsenepithelien eine Erklärung finden. Diese Körper fehlten vollständig in den Zellen der normalen Eiweißdrüse. Schon nach 3 Hungerwochen sieht man sie auftreten, in späteren Stadien werden sie zahlreicher (Fig. 19, 22, 28), obwohl sie stets ziemlich klein und undeutlich ausgebildet bleiben.

Man darf wohl in den Parasomen und ergastoplasmatischen Fasern die für alle Eiweißdrüsenzellen charakteristischen Gestaltungen des Chromatoplasmas sehen. Sie werden wiederholt in Serocyten verschiedenster Organe und bei verschiedensten Tieren gefunden. Die ergastoplasmatischen Filamente werden dabei häufiger in Vorstadien der secretorischen Tätigkeit, — die Parasomen in ruhenden oder erschöpften Zellen gefunden. In der Eiweißdrüse der Schnecken fand ich die ersteren am reichlichsten in jungen Zellen (Fig. 4) und bei Auffütterung nach langem Fasten, — etwas schwächer ausgebildet waren sie in den Eiweißdrüsenzellen einiger dem Hunger in hoher Temperatur unterworfener Tiere.

Die Parasomen sind besonders charakteristisch für die Zeit der Winterruhe, auch in den späteren Hungerstadien treten sie, wenn auch in weit geringerer Anzahl, stets auf. Sie sind hier ziemlich groß, sehr schwach, aber eher basi- als amphichromatisch gefärbt, undeutlich konzentrisch geschichtet.

Das Verhalten der Plasmaleiber zeigt im allgemeinen große lokale Unterschiede. Trotz der erwähnten syncytiellen Umbildung einiger Tubuli können wir auch in der spätesten von den hier in Betracht kommenden Stadien stellenweise die Zellgrenzen deutlich erhalten finden. An solchen Stellen läßt sich die enorme Volumenabnahme der Zellen gut beobachten. Einige diesbezügliche Messungen stelle ich weiter unten zusammen.

c) Einfluß des Hungerns auf das Drüsenparenchym.

Die Karenz verändert das Verhältnis, welches sich normalerweise in der Eiweißdrüse zwischen ihren histologischen Bestandteilen ausgebildet hat in dem Sinne, daß mit zunehmender Reduktion des eigentlichen Drüsengewebes das Parenchym an Masse nicht nur verhältnismäßig, sondern auch absolut zunimmt. Das Wachstum des Parenchyms kommt darin zum Ausdruck, daß die sonst sehr dünne Schicht, welche die Oberfläche der ganzen Drüse überzieht (Membrana propria), zu einer mächtigen Hülle wird und daß auch die intertubulösen bindegewebigen Septen bedeutend dicker und, vor allem, kernreicher werden.

Einen, zwar wenig genauen, Begriff davon, wie viel reicher an Zellkernen das Parenchym ausgehungerter Drüsen ist, gewinnt man, wenn

in einigen aufeinanderfolgenden Reduktionsstadien die Anzahl der auf je ein Gesichtsfeld fallenden Drüsen und Parenchymkerne — mit Benutzung gleicher Vergrößerungen — gezählt wird. Um zuverlässige Resultate dabei zu erhalten, müßte man über ein reiches Zahlenmaterial verfügen. Die Zeit genügte mir nicht, ein solches zu sammeln; ich muß mich damit begnügen, Durchschnittswerte von je zehn Zählungen (für jedes betreffende Stadium) hier zusammenzustellen.

Auch in den spätesten Karenzstadien, wo die Zellgrenzen und mit ihnen eine Gliederung in Drüsenepithelien und intertubulöses Parenchym verwischt wird, kann man stets deutlich zwei Kerntypen auseinanderhalten. die großen, hyperchromatischen Kerne von mehr oder weniger kugeliger Gestalt und die viel kleineren, länglich ovalen, welche an Chromatin bedeutend ärmer sind. Da zur Zeit, wo die gewebliche Differenzierung noch deutlich bleibt, Kerne des ersten Typus in Drüsenepithelien, des zweiten im Drüsenparenchym liegen, halte ich sie als Drüsen- und Parenchymkerne auseinander, auch dort, wo diese Gliederung nicht mehr besteht.

Normal liegen auf je einem Gesichtsfelde (bei 1000facher Vergrößerung) durchschnittlich 69 Kerne (Tabelle I), darunter gehören 46 dem

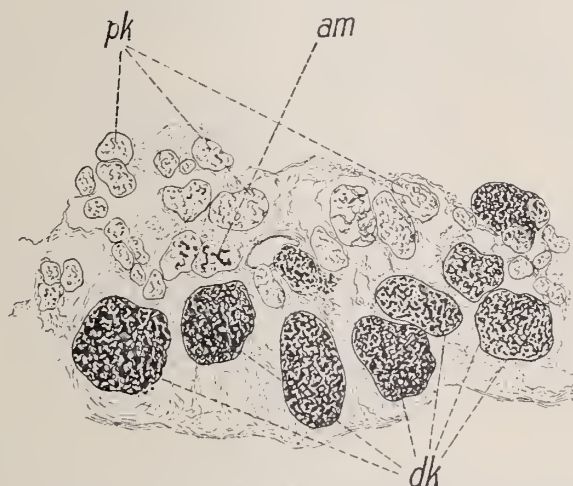
Tabelle I.

Nr. der Zählung	Bezeichnung des Materials	Gesamtanzahl der Kerne in je einem Gesichtsfelde	Anzahl der Drüsenkerne (dk)	Anzahl der Parenchymkerne (pk)	Wert des: $\frac{dk}{pk}$
Nr. 1	normale Eisweißdrüse	69	46	23	2
Nr. 2	nach 2 wöchiger Karenz	96	59	37	1.6
Nr. 3	» 4 » »	165	90	75	1.2
Nr. 4	» 8 » »	147	73	74	0.98
Nr. 5	» 10 » »	397	147	250	0.58
Nr. 6	» 20 » »	930	530	400	1.32

Drüsengewebe, 23 dem intertubulösen Parenchym und dem centrotubulösen Syncytium, welches ich hier, wegen der morphologischen Identität der Kerne dem Parenchym zuzähle. Das Verhältnis der Anzahl der Drüsenkerne zu derjenigen der Parenchymkerne: dk/pk, beträgt genau 2. Ein noch günstigeres Verhältnis für die Drüsenkerne finden wir in den Drüsen junger Tiere. Da hier die — noch secretleeren — Zellen bedeutend kleiner sind, kommen auf jedes Gesichtsfeld viel mehr — bis 256 Kerne. Darunter gehören 201 den großen bläschenförmigen Kernen, die wir als

junge Drüsenstadien bezeichnet haben, — nur 55 den kleinen Parenchymkernen an. Das Verhältnis *dk/pk* würde hier demnach etwa 3,65 betragen. Bei der Karenz — und von ziemlich frühen Stadien derselben an — wird es erheblich zugunsten des Parenchyms verschoben. Die Zählungen ergaben aber das unerwartete Resultat, daß diese Verschiebung nicht gleichmäßig verläuft. In ersten Stadien der Karenz und etwa bis zum Ende des zweiten Monats steigt die Zahl der Parenchymkerne beträchtlich — nicht nur absolut genommen, sondern auch im Verhältnis zu den Drüsenkernen. Von nun an setzt sich ihre Zunahme zwar fort,

Textfig. 9.



Schnitt durch die Eiweißdrüse nach 2 monatiger Karenz.
pk, Parenchymzellen; *dk*, Drüsenkerne; *am*, in Amitose begriffener Parenchymkern.

wird aber von derjenigen der Drüsenkerne etwas überholt, so daß sich in den letzten hier berücksichtigten Präparaten das Verhältnis wieder etwas zugunsten der Drüsenkerne verändert, ohne zu dem Ausgangswerte zurückzukehren. Diese Anhäufung, sowohl der Drüsen- als auch der Parenchymkerne und das Zahlenverhältnis, welches zwischen beiden besteht, werden gut veranschaulicht durch eine Zusammenstellung der Durchschnittswerte einiger Aufzählungen, wie sie in Tabelle I gegeben wird.

Wir sehen, daß im allgemeinen die Summe der auf ein Gesichtsfeld entfallenden Kerne nach fünfmonatigem Hungern etwa 13 mal größer ist als in normalen Präparaten. Natürlich spielt hier die Entleerung der Zellen und die dadurch bedingte Größenabnahme der Tubuli eine wesent-

liche Rolle. Sie könnte genügende Erklärung geben, insofern es sich um dichtere Gruppierung der Drüsenkerne handeln würde — nicht aber für die Parenchymkerne, da die strukturellen Verhältnisse im Bereiche des Parenchyms lange beinahe unverändert bleiben. Gerade im Parenchym ist aber die Anhäufung der Kerne sehr bedeutend — es entfallen im ausgehungerten Gewebe auf jedes Gesichtsfeld 17 mal mehr Parenchymkerne, als im normalen Zustande. Es scheint sich diese Anhäufung der Kerne nur durch die Annahme ihrer Vermehrung erklären zu lassen. Auch sprechen in der Tat zahlreiche Bilder dafür, daß eine amitotische Vermehrung der Parenchymkerne schon nach 2 Karenzmonaten beginnt; in den folgenden Stadien wird sie zu einer immer häufigeren Erscheinung. In der Textfig. 9 sehen wir einen in amitotischer Teilung begriffenen Parenchymkern (*am*). Ganz ähnliche Teilungsformen wurden in den Kanälchen der Speicheldrüse der Weinbergschnecken von PACAUT und VIGIER (1905, 1906) beobachtet. Der teilungsauslösende Reiz lag dort in der funktionellen Erschöpfung der Drüse, hier muß die beginnende Degeneration des Drüsenepithels in ähnlichem Sinne auf das subepitheliale Parenchym einwirken. Von der Amitose in den Epithelien junger Drüsen (Textfig. 3) unterscheidet sich diese durch weniger regelmäßige Gestaltung.

Textfig. 10.



Wo nur bei syncytieller Umbildung des Epithels die Grenze zwischen ihm und dem subepithelialen Parenchym undeutlich wurde, sieht man Parenchymkerne auf das epitheliale Gebiet einwandern. Die Textfig. 9 und 10, ähnlich wie die Fig. 23—25, 27 in der Taf. XXVII und 29 in der Taf. XXVIII, zeigen Beispiele solcher Invasion. Wo noch Secretreste überbleiben, sieht man die Parenchymkerne häufig an Secretvacuolen herausgerückt, Lagen einnehmen, wie wir sie oben für die Drüsenkerne geschildert haben. In dieser Lage nehmen sie an Chromatingehalt zu und vergrößern sich bedeutend (Fig. 27), und werden allmählich den Drüsenkernen ganz ähnlich. Mit andern Worten, scheinen sie hier die Funktion, welche durch die neugeschaffenen Verhältnisse (Verbrauch der Drüsengranula) auch für die Drüsenkerne neugeschaffen wurde, mit ihnen teilen und sich dabei ihnen analog gestalten zu können. Wie erwähnt, verwischt sich in späteren Karenzstadien die gewebliche Differenzierung. Es wäre deswegen kaum möglich zu sagen, daß sich die Parenchymkerne hier zu Drüsenkernen umdifferenzieren. Sicher ist nur, daß die Unterschiede

zwischen ihnen undeutlicher werden. In der Textfig. 11 sind einige Kerne aus dem syncytiellen Stroma der Eiweißdrüse vom Beginn der sechzehnten Karenzwoche (bei *H. pomatia*) neben einigen noch intakt gebliebenen Zellen wiedergegeben. Man sieht hier alle Übergangsformen zwischen den typischen Parenchym- (*pk*) und den Drüsenkernen (*dk*) (auch in der Fig. 23). Diese Übergangsformen sind sowohl in normalen

Textfig. 11.



Kerne aus dem syncytialen Stroma der Eiweißdrüse. 16. Karenzwoche.

Präparaten als auch in denjenigen der ersten 10 Karenzwochen nicht vorhanden, — in späteren Stadien werden sie wiederum viel seltener.

d) Zusammenfassung der Hungererscheinungen.

Durch die Einwirkung der langsam verlaufenden Hungerinanition wird eine Reihe von Erscheinungen hervorgerufen, die, wenn wir — wie es hier getan wurde — von nekrotischen Erscheinungen absehen, sich in zwei Gruppen einteilen lassen. Die erste umfaßt alle mit dem Verbrauch der Eiweißkörnchen verbundene, also dem Wesen nach assimilatorische Vorgänge, die zweite eigentliche Inanitionserscheinungen. Diese Einteilung entspricht auch ziemlich gut ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge. Zur ersten Gruppe würden die Auflösung der Drüsenkörnchen und die dabei stattfindende Entmischung ihrer Aufbausubstanzen, der Übertritt eines Teiles der Secrete auf das nucleäre Gebiet und das, in dieser Periode am stärksten ausgesprochene Kernwachstum gehören. Als Erscheinungen der zweiten Periode dürften genannt werden: syncytielle Umbildung des Drüsenepithels, übermäßige Chromatizitätzunahme der Drüsenkerne, ähnlich wie die verschiedensten Degenerationsformen derselben, endlich Wucherungen und Umgestaltungen im Bereiche des Drüsenparenchyms.

Der Verbrauch der Drüsengranula innerhalb der Drüsenzellen kann als Äußerung einer assimilatorischen Fähigkeit betrachtet werden, welche,

unter normalen Bedingungen durch Prozesse, deren Summe die secretorische Tätigkeit der Zelle bildete, irgendwie gehemmt war. Diese Fähigkeit wurde aktiviert durch Störung normaler Verhältnisse, das heißt hier durch Mangel der der Drüse sonst zugeführten Nährstoffe. Ihrem Effekte nach kann der Verbrauch der Drüsenkörnchen als reduktionelle Erscheinung bezeichnet werden: durch Schwund der Körnchen und Rückkehr tätiger Chromatoplasten (Kapuzensubstanz) zu ihren Ruhegestalten (sekundäre Granula, dann Karyo- und Parasomen) werden die Zellen entdifferenziert und auch dem Volumen nach werden sie den jungen Zellen näher gestellt. Deswegen bezeichne ich die erste Karenzphase, für welche dieser Prozeß das Wesentliche bildet, als die Phase der Reduktion. Zugleich ist es diejenige, in welcher regulatorische Erscheinungen über den destruktiven Oberhand haben — ist ja schon der wichtigste reduktionelle Prozeß: der Verbrauch der Eiweißkörnchen in gewissem Sinne nur eine Form der Regulation, eine von diesen, die von Driesch (1901) als »Regulation hinsichtlich der Dissimilation« bezeichnet wurden. Man kann sagen, daß diese Phase im großen und ganzen den ersten zwei Karenzmonaten entspricht.

Die Verschmelzung der Zelleiber zu unregelmäßigem Geflecht, die Karyorhexis und Pyknose sind alles Erscheinungen, welche im normalen Leben dieses Organs nicht auftreten und welche unmittelbar zur Nekrose führen. Deswegen können sie als destruktive, die Phase, in welcher sie häufiger zu werden beginnen, als Phase der Degeneration bezeichnet werden. Sie umfaßt die drei folgenden Karenzmonate.

Die Grenzen beider Phasen lassen sich nicht scharf ziehen, da es für eine Reihe von inanitieller Erscheinungen nicht möglich ist, zu entscheiden, ob ihnen eine regulatorische Bedeutung zukommt, oder ob sie ausschließlich als destruktive Erscheinungen bezeichnet werden sollen. So gibt es Karyorhexisformen — das häufigste Beispiel sahen wir im bläschenförmigen Zerfall der Kerne, welche, bei Fortdauer des Hungerzustandes, zum Schwund der Kerne führen und bei der Auffütterung als Stadien in der Wiederherstellung normaler Verhältnisse erscheinen können. Ähnliches könnte man vielleicht von der syncytiellen Umbildung des Drüsenepithels sagen.

Es sei betont, daß die Grenzen dieser beiden Phasen, in welche wir, im großen ganzen, die fünfmonatige Karenz einteilen, für das Drüsenepithel und Drüsenparenchym nicht zusammenfallen. Ein Einfluß der Karenz läßt sich im Drüsenparenchym überhaupt erst am Beginn des zweiten Monats erkennen und äußert sich in einer Kernvermehrung, also in einer Erscheinung, die nichts weniger als degenerativ ist. Man kann

im allgemeinen sagen, daß die Zeit, zu welcher im Drüsenepithel erste Degenerationsprozesse sich merken lassen — nach unsrer Einteilung der Übergang der ersten Hungerphase in die zweite — im Bereiche des Parenchyms durch das erste Auftreten von Wucherungserscheinungen gekennzeichnet ist.

Auch im Drüsenepithel aber fallen die Grenzen der beiden genannten Phasen auf dem cytoplasmatischen und dem nucleären Gebiete nicht zusammen. Dadurch scheint die Sonderung dieser Gebiete im Laufe der Inanition an Schärfe zu gewinnen. Die Inanition wird stets die Plasmaleiber etwas früher als die Kerne angreifen. Zur Zeit, wo die Kerne durch Einwanderung der Secretreste eine Vergrößerung erfahren haben und noch ihren normalen Bau bewahren, ist das Plasma an vielen Stellen in Reduktion begriffen, die Zellgrenzen beginnen undeutlich zu werden. Daß die Karenz sowohl quantitativ als qualitativ die Zelleiber und die Kerne in ungleichem Maße beeinflußt und somit das normale Kern-Plasmaverhältnis wesentlich verändert, ist seit langer Zeit bekannt.

Um einen möglichst klaren Begriff von den auffallenden Unterschieden, welche die Volumenabnahme der Plasmaleiber einerseits und

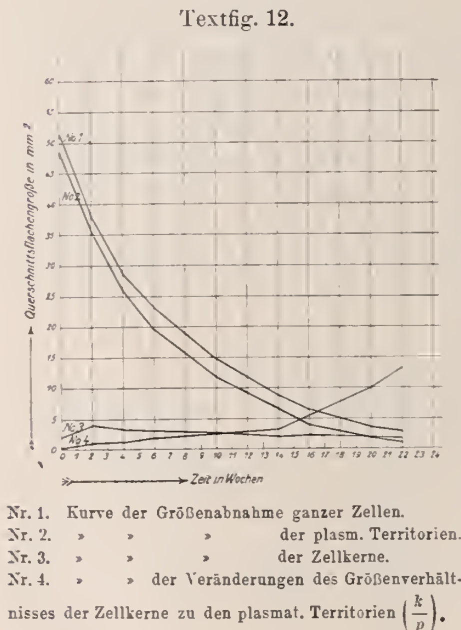
Tabelle II. (Zur Kurventafel Nr. 1.)

Nr. der Messung	Bestimmung des Materials	Querschnittsfläche der Drüsenzellen in mm²	Querschnittsfläche der Kerne (K)	Querschnittsfläche der plasmatischen Territorien (p)	Wert des K/p
Nr 1	Eiweißdrüse normal	51.09	2.19	48.89	0.045
Nr. 2	nach 2 wöchig. Hungern	38.45	3.72	35.73	0.104
Nr. 3	» 4 » »	28.99	3.35	25.64	0.130
Nr. 4	» 6 » »	22.72	3.20	19.52	0.163
Nr. 5	» 10 » »	14.88	2.72	12.16	0 223
Nr. 6	» 14 » »	8.88	2.17	6.71	0.323
Nr. 7	» 16 » »	6.36	2.27	4.09	0.555
Nr. 8	» 20 » »	3.99	2.03	1.96	1.035
Nr. 9	» 22 » »	3.18	1.81	1.37	1.332

ihrer Zellkerne anderseits zeigt, zu geben, wurden in einigen Zeitabständen je 20 Plasmaleiber und 20 Kerne gemessen und die Durchschnittswerte in Tabelle II und der Kurventafel 1 (Textfig. 12) zusammengestellt. Die Messungen wurden mittels der von E. GODLEWSKI in seiner Arbeit über »Plasma und Kernsubstanz im Epithelgewebe bei Regeneration der Amphibien« (10) gegebenen Methode ausgeführt. Es wurden nämlich

die Umrisse der Zellen und ihrer Kerne unter gleicher Vergrößerung und auf gleich dickem Karton entworfen, sodann ausgeschnitten (zuerst die Kerne aus den Zellterritorien, so daß der übrigbleibende Teil gewissermaßen die Plasmaleiber repräsentieren konnte) und dann gewogen. Das Gewicht jedes ausgeschnittenen Stückchens dividiert durch das Gewicht eines Quadratzentimeters desselben Papiers ergab die Größe der betreffenden Fläche. Es wurden hier Flächengrößen der Querschnitte der Zellen und ihrer Kerne als Äquivalente der Größe entsprechender Volumina angenommen, da es zwar wohl möglich wäre, aus den Querschnittsflächen die Volumina der Kerne zu rekonstruieren, keinesfalls aber die der sehr verschieden gestalteten cytoplasmatischen Gebiete. Natürlich ist es ein sehr unzulängliches Verfahren, auf diesem Wege die Größenbeziehungen zwischen dem nucleären und dem plasmatischen Gebiete zu bestimmen, doch handelt es sich eben nur um einen Vergleich verschiedener Stadien, also um relative Größen. In der Tat entspricht auch der Verlauf der Kurven ziemlich genau dem, was schon bei cytologischer Untersuchung der Hungerpräparate bezüglich des verschiedenen Verhaltens der Kerne und der cytoplasmatischen Gebiete festgestellt wurde.

Textfig. 12.



Nr. 1. Kurve der Größenabnahme ganzer Zellen.
Nr. 2. » » » der plasm. Territorien.
Nr. 3. » » » der Zellkerne.
Nr. 4. » » der Veränderungen des Größenverhältnisses der Zellkerne zu den plasmat. Territorien $\left(\frac{k}{p}\right)$.

Auf der Abszisse der Kurventafel ist die Zahl der seit Beginn des Hungerns abgelaufenen Wochen, auf der Ordinate die in mm² ausgedrückten Durchschnittsgrößen der Querschnittsflächen ganzer Zellen (Kurve Nr. 1), der cytoplasmatischen Gebiete (Nr. 2) und der Kerne (Nr. 3) eingetragen.

Die Kurve Nr. 4 stellt den Verlauf der Veränderungen des Verhältnisses dar, welches zwischen den nucleären und den cytoplasmatischen Gebieten besteht. Dabei wurden, um die absoluten Zahlen, welche dieses Verhältnis ausdrücken, unter Beibehaltung derselben Ordinatenteilung gebrauchen zu können, diese stets mit 10 multipliziert.

Also statt der in der Tabelle II für k/p gegebenen Werte hat man hier: 0.4, 1.0, 1.3, 1.6, 2.0, 3.2, 5.5, 10.3, und 13.3.

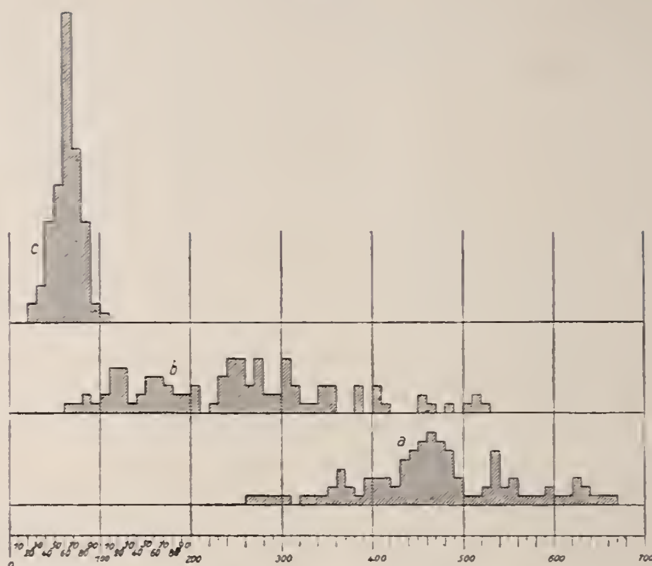
Die Kurven der Größenabnahme ganzer Zellen und der Plasmaleiber (1 und 2) zeigen einen beinahe identischen Verlauf: ein rapides Sinken in den ersten Wochen, dann ein etwas langsameres, regelmäßiges, welches wieder im fünften Monate etwas intensiver wird, und zwar besonders bei der Kurve Nr. 2. Ganz abweichend ist das Verhalten der Kurve Nr. 3, welche die Größenveränderungen der Kerne darstellt. Im allgemeinen läuft sie der Abszisse beinahe parallel. Ein Steigen in den ersten 3 Wochen entspricht genau der Zeit des intensiven Verbrauchs der Drüsengranula (zu dieser Zeit ist eben auch die durch Verbrauch der Granula bedingte Größenabnahme der Zelleiber und der Zellen am bedeutendsten). Ein etwas deutlicher werdendes Sinken tritt in den letzten Wochen der Periode auf, in welcher man auch eine Schrumpfung und pyknotische Degeneration der Kerne bemerken kann.

Da die Plasmaleiber fortwährend und bedeutend an Größe abnehmen, die Kerne dagegen zuerst eine Vergrößerung erfahren und auch später eine Größenabnahme zeigen, die im Vergleich mit derjenigen der plasmatischen Gebiete verschwindend klein erscheint, so wird natürlich das Kernplasmaverhältnis zugunsten der Kerne verschoben. Diese Verschiebung kommt deutlich zum Ausdruck in dem Verlauf der Kurve Nr. 4.

Bei der Ausführung der hier zusammengestellten Messungen fiel es mir auf, daß die Drüsenkerne in allen Karenzstadien von einer Durchschnittsgröße sehr wenig abweichen, während die cytoplasmatischen Gebiete stets von sehr ungleicher Größe sind. Schon unter normalen Verhältnissen tritt diese größere individuelle Variabilität der Zellvolumina deutlich hervor. Dieses Verhalten erklärt sich sehr einfach dadurch, daß eben hauptsächlich oder nur die cytoplasmatischen Gebiete die Stätte einer secretorischen Tätigkeit sind. Diese Tätigkeit, wenn auch langsam fortschreitend, genügt, um erhebliche Unterschiede in dem Füllungsgrad und dem Volumen einzelner Zellen zu schaffen.

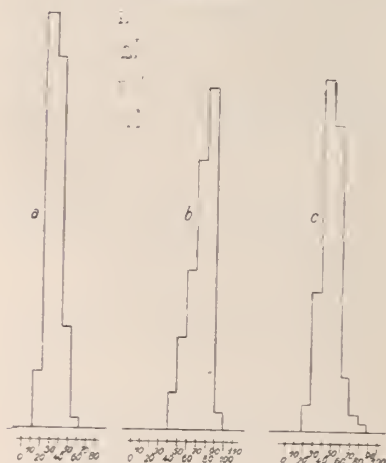
Eben darin aber, daß der physiologische Zustand der Zelleiber und der Kerne beim Beginn der Inanition verschieden sein kann, wird wohl zum Teil die Ursache liegen, daß sie sich in ungleichem Grade beeinflußbar zeigen. Um den Unterschied in ihrem diesbezüglichen Verhalten zu veranschaulichen, versuchte ich, die Kerne und die Plasmaleiber als Individuen je einer Variationsreihe betrachtend, ihre individuelle Variabilität zu messen und graphisch darzustellen. Die einfachste Methode graphischer Darstellung der individuellen Variabilität ist diejenige der Treppenpolygone und der Frequenz oder Normalkurven. Als variierende

Textfig. 13.



Variationspolygone, die Variabilität cytoplasmatischer Territorien der Eiweißdrüsenzellen darstellend. *a* unter normalen Verhältnissen (im Juni), *b* nach 1 monatigem, *c* nach 5 monatigem Hungern.

Textfig. 14.

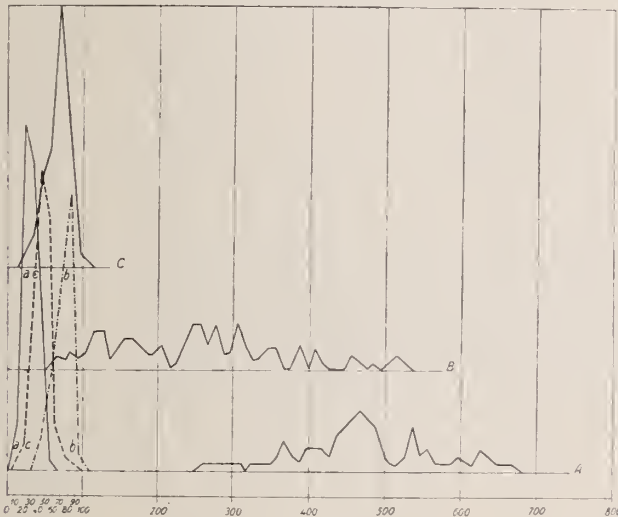


Variationspolygone, die Variabilität der Größe der Drüsenkerne darstellend. *a* unter normalen Verhältnissen, *b* nach 1-, *c* nach 5 monatigem Hungern.

Eigenschaft galt die Größe, und zwar wiederum die Flächengröße der Querschnitte der betreffenden Varianten. Zwecks Bestimmung der Größe entwarf ich die Umrisse der Kerne und der Zelleiber auf Millimeterpapier und berechnete die Zahl der auf jede Fläche entfallenden Quadratmillimeter. Auf diese Weise wurden in drei Stadien, nämlich in normalem Zustande, nach einmonatigem und nach fünfmonatigem Hungern die Flächengrößen von je 100 Kernen und Zelleibern gemessen. Die nun bestimmten Varianten wurden in Klassen eingeteilt, mit Klassenspielraum von 10 qmm. Die Konstruktion der Treppenpolygone, welche die Gruppierung der Varianten illustrieren,

geschah in üblicher Weise. Auf die Grundachse wurden die Klassengrenzen als äquidistale Punkte abgesetzt, wobei für die Zelleiber die in drei Stadien ausgeführten Messungen in ein Schema, also auf eine Grundachse, eingetragen wurden (Textfig. 13), für die Zellkerne jede für sich dargestellt (Textfig. 14). Über jedem Abschnitt der Grundachse, dem Spielraum einer Klasse entsprechend, wurde ein Rechteck gezeichnet, dessen Areal der in diese Klasse fallenden Individuenanzahl entspricht. Bei Bestimmung der Höhe der Rechtecke wurde ein der

Textfig. 15.



Frequenzkurven der Zelleiber (A, B, C) und der Zellkerne (a, b, c) der Eiweißdrüse. A schildert die Variabilität der Zelleiber unter normalen Verhältnissen (im Juni), B nach 1 monatigem, C nach 5 monatigem Hungern. a die Variabilität der Kerne in normalen Verhältnissen, b nach 1 monatigem, c nach 5 monatigem Hungern.

Distanz der Klassengrenzen gleiches Maß, also 3 mm, als einer Variante entsprechend angenommen.

Durch Verbindung der Mittelpunkte dieser Rechtecke wurden die Frequenzkurven der Textfig. 15 konstruiert. In dieser Figur sind die Schemata der Zelleiber und der Kerne zusammengestellt, das heißt auf eine gemeinsame Grundachse mit gleicher Klasseneinteilung eingetragen. Den Variationspolygonen a, b und c der Textfig. 13 entsprechen hier die Frequenzkurven A, B und C, denjenigen der Textfig. 14 die Kurven a, b und c.

In der Tabelle III (1, 2, 3) bringe ich die gewonnenen Variationsmassen, samt den zu ihrer Herstellung verwendeten Zahlen, die hier

schon in Klassen eingeteilt sind. Als Vergleichsmaß kann unserm Zwecke gut nur die Wurzel der mittleren quadratischen Abweichung, die gewöhnlich als Standardabweichung oder Streuung bezeichnet wird, dienen.

Am schärfsten wird aber der Unterschied der individuellen Variabilität der Plasmaleiber und der Zellkerne durch die Variationsschemata charakterisiert. Man braucht nur die breitbasige, vielgipflige Frequenzkurve der cytoplasmatischen Territorien normaler Präparate mit der typisch ein- und hochgipfligen, beinahe regelmäßigen Kurve zu vergleichen, welche die Variabilität der Zellkerne derselben Präparate wiedergibt. Wir sehen auch aus diesen Schemen, daß sich die Variabilität der Kerne im Laufe der Karenz nur äußerst wenig, beinahe gar nicht verändert. Ganz anders für die Plasmaleiber. Im Beginn der Karenz (d. h. unter normalen Verhältnissen) sich in ihrer individuellen Variabilität einer sehr heterogenen Population ähnlich verhaltend, gruppieren sie sich in späten Karenzstadien, nach Verbrauch der Drüsenkörnchen in ziemlich regelmäßiger Weise um die niederen Mittelwerte, welche von einigen unter ihnen bereits schon im zweiten Hungermonate erreicht wurden (Kurve *b* der Textfig. 13, *B*, der Textfig. 14). Mit dem Verbrauch der Drüsengranula, also ihrer Eigenschaft der Secretbehälter entledigt, nähern sie sich in diesbezüglichem Verhalten den Zellkernen. Wir dürfen daraus schließen, daß, zum Teil wenigstens, die Breitbasigkeit und Mehrgipfligkeit ihrer Frequenzkurve nicht die Zelleiber als Individuen, sondern den Zustand, in welchem sie sich in der erwachsenen Drüse befinden, charakterisiert.

Um die ungleiche Resistenz der Drüsenkerne und der Plasmaleiber gegen die Einwirkung der Inanition noch weiter zu beleuchten, sei hervorgehoben, daß sich auch ihre Individualität von ungleicher Dauer erweist. Wenn wir mit M. Heidenhain und im Sinne Altmanns den Eiweißkörnchen eine gewisse Individualität zuschreiben, so haben wir in den Drüsenepithelzellen der Eiweißdrüse mit dreierlei individuell differenzierten Bestandteilen zu tun: den Plasmaleibern, den Zellkernen und den Eiweißkörnchen. Die morphologische Individualität der Granula wird am schnellsten aufgehoben: schon in den ersten Reduktionsstadien sahen wir sie zu strukturlosen Massen untereinander verschmelzen. Bedeutend länger bleibt sie für die Zelleiber erhalten, schließlich verschmelzen sie aber auch zu strukturlosen Syncytien. Als gut individualisierte Gebilde bestehen nur die Drüsenkerne bis zu den Stadien, in welchen Erscheinungen von unbestritten degenerativem Charakter Oberhand gewinnen.

Tabelle III.

Nr. 1. **Normaler Zustand** (Polygone *a* der Tafelfig. 46 und 47, Frequenzkurven *A* und *a* der Tafelfig. 48.)

Cytoplasma:

A. Maßstabskala in mm² . 270—280—290—300—310—320—330—340—350—360—370—380—390—400—410—420—430—440—450—460—470—480—490—500—510—520—530—540—550—560—570—580—590—600—610—620—630—640—650—660—670
B. Individuen pro 100 . . | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 4 | 2 | 1 | 3 | 3 | 3 | 2 | 5 | 6 | 7 | 8 | 6 | 7 | 3 | 1 | 1 | 2 | 6 | 2 | 3 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 3 | 2 | 1 | 1 | 1 |
C. Aufzählung 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 14, 16, 17, 20, 23, 26, 28, 33, 39, 46, 54, 61, 67, 70, 71, 72, 74, 80, 82, 85, 86, 87, 88, 90, 91, 92, 95, 97, 98, 99, 100

Kerne:

A. 10—20—30—40—50—60—70
B: | 5 | 45 | 38 | 11 | 1 | 0 |
C: 5, 50, 88, 99, 100, —

	Plasma:	Kerne:
Mittelwert (M.)	470,4 mm²	30,8 mm²
Standardabweichung . . .	± 87,3	± 7,9

Nr. 2. **Nach 1 monatiger Karenz** (Polygone *b* der Tafelfig. 46 und 47, Frequenzkurven *B* und *b* der Tafelfig. 48).

Cytoplasma:

A: 60—70—80—90—100—110—120—130—140—150—160—170—180—190—200—210—220—230—240—250—260—270—280—290—300—310—320—330—340—350—360—370—380—390—400—410—420—430—440—450—460—470—480—490—500—510—520—530
B: 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 5 | 5 | 1 | 2 | 4 | 4 | 3 | 2 | 2 | 3 | 0 | 1 | 4 | 6 | 6 | 3 | 6 | 2 | 2 | 6 | 3 | 1 | 1 | 3 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 |
C: 1, 2, 4, 5, 7, 12, 17, 18, 20, 24, 28, 31, 33, 35, 38, 38, 39, 43, 49, 55, 58, 64, 66, 68, 74, 77, 78, 79, 82, 85, 85, 85, 88, 88, 91, 92, 92, 92, 92, 94, 95, 95, 96, 96, 97, 99, 100

Kerne.

A: 40—50—60—70—80—90—100—110
B | 4 | 10 | 17 | 29 | 37 | 2 | 1
C: 4, 14, 31, 60, 97, 99, 100

	Plasma:	Kerne:
Mittelwert	252,2 mm²	74,5 mm²
Standardabweichung . . .	± 108,0	± 12,1

Nr. 3. **Nach 5 monatigem Hungern** (Polygone *c* der Tafelfig. 46 und 47, Frequenzkurven *C* und *c* der Tafelfig. 48).

Cytoplasma:

A: 30—40—50—60—70—80—90—100—110—120—130—140
B: | 1 | 4 | 11 | 15 | 34 | 19 | 10 | 2 | 2 | 1 | 1 |
C: 1, 5, 16, 31, 65, 84, 94, 96, 98, 99, 100

Kerne:

A: 10—20—30—40—50—60—70—80—90—100
B: | 2 | 15 | 38 | 33 | 6 | 3 | 2 | 1
C: 2, 17, 55, 88, 94, 97, 99, 100

	Plasma:	Kerne.
Mittelwert	76,1 mm²	49,8 mm²
Standardabweichung . .	± 16,7	± 11,5

4. Hunger bei hoher Temperatur.

Einige Weinbergschnecken (*Helix arbustorum* ertragen eine Temperatursteigerung viel schlechter) wurden der Karenz bei einer Temperatur von 32° C, im Thermostatzimmer, unterworfen. Die Tiere wurden von Anfang an in trockene Glasgefäße gebracht, verfielen in Schlafzustand — allerdings meist ohne oder mit nur unvollständig ausgebildeten membranösen Deckeln — und verharrten in diesem Zustande bis zum Ende. Es handelte sich bei diesem Versuche auch um Hungerinanition — der Einfluß der Wärme wurde nicht an und für sich untersucht, sondern hauptsächlich nur als Mittel zur Beschleunigung des Verlaufs der Inanition betrachtet. Es handelte sich dabei darum, eine langsam verlaufende Hungerinanition mit derart abgekürzten zu vergleichen. Es zeigte sich bald, daß die Gewichtsabnahme hier nach 2 Wochen Werte erreichte, welche bei den in normaler Temperatur hungernden Schnecken erst nach 2 Monaten erreicht wurden. Nach 3 Wochen ist der Verbrauch der Drüsenkörnchen vollständig durchgeführt, syncytielle Umbildung der Drüsenepithelien in vollem Gange, einige von den noch erhaltenen Zellen auf eine Größe reduziert, welche etwa der Größe der Eiweißdrüsenzellen eines seit 4 Monaten in normaler Temperatur hungernden Individuums entspricht. Da auch die Sterblichkeit zu dieser Zeit über 40% (für *Helix arbustorum* über 60%) gestiegen ist, werden hier weitere Stadien nicht berücksichtigt.

Wenn wir die Inanition nach der Volumenabnahme der Drüsenzellen und ihrem Entleerungsgrad beurteilen, so dürfen wir sagen, daß eine dreiwöchige Karenz bei 32° C einer viermonatigen in normaler (von etwa 17° C) Temperatur, ihrer Wirkung nach, gleichkommt. Im inneren Bau können sich aber solche zwei unter verschiedenen Verhältnissen auf gleiches Volumen reduzierte Zellen beträchtlich voneinander unterscheiden. Diese Unterschiede scheinen teilweise eben auf Beschleunigung inanitieller Vorgänge zurückgeführt werden zu können.

Die Beschleunigung kommt nicht nur in der Gewichtsabnahme, sondern auch in cytologischen Verhältnissen frühzeitig zum Ausdruck. In den Präparaten der Eiweißdrüse einer seit 3 Tagen im Thermostat verweilender Weinbergschnecke ist die Abspaltung der basophilen Substanz an den Drüsenkörnchen bereits durchgeführt. Zahlreiche kleine, rein basophil gefärbte Körnchen liegen in den plasmatischen Wabenwänden oder im perinucleären Plasma, die Secretkugeln behalten noch das normale Aussehen, nur ist der zusammengesetzte Bau weniger deutlich geworden. Nach einer Woche hat sich an ihnen die Entmischung

der dunklen Substanz von der hellen vollzogen. Dem Wesen nach ist es derselbe Prozeß, den wir oben für langsam verlaufende Inanition geschildert haben, nur geschieht hier die Entmischung meist an diskreten Eiweißkörnchen, bevor sie noch zu größeren Klumpen verschmolzen wurden. Daher färben sich hier die durch — der Entmischung folgende — Verschmelzung gebildeten großen Kugeln entweder rein amphichromatisch, oder rein oxychromatisch (Fig. 35). In den Präparaten aus der ersten Woche fällt die Volumenzunahme der Drüsenkerne auf. Die Kerne behalten dabei ihre normale bläschenförmige Gestalt, scheinen mit den Secretklumpen in keiner näheren Beziehung zu stehen, und auch ihr Gehalt an Chromatin ist kaum gestiegen. Diese Volumenzunahme erinnert an die Aufquellung, welche die Drüsenkerne zur Zeit der Eiablage erfahren.

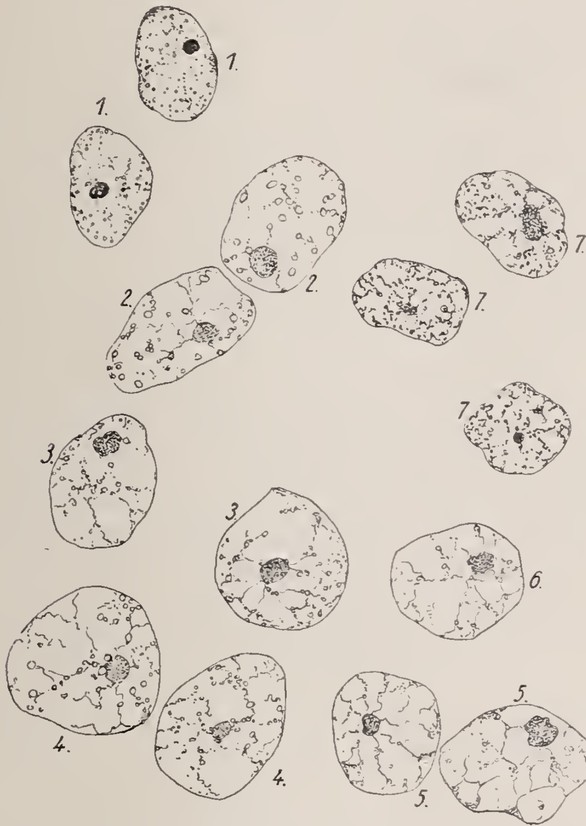
Veränderungen, welche während dieser 3 Wochen in der Größe und dem inneren Bau der Kernbläschen eintreten, sind aus der Textfig. 16 ersichtlich, in welcher die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Kerne aus einigen successiven Inanitionsstadien zusammengestellt wurden. Die mit Nr. 4 bezeichneten Kerne stammen aus der Drüse einer seit 10 Tagen im Thermostat hungernden Schnecke. Man sieht, daß in diesen frühen Hungerstadien das größte Kernvolumen erreicht wird, und daß dabei das Chromatin an Menge nicht zunimmt. Eine geringe Chromatizitätzunahme tritt erst in späteren Stadien auf, besonders in den Präparaten vom Beginn der dritten Woche. Es ist zu betonen, daß hier eben auch zu dieser Zeit Bilder der Einwanderung geformter Secretreste ins Kerninnere, ohne die Verbreitung, welche sie im zweiten Monat einer langsam verlaufenden Inanition gehabt haben, zu erreichen, häufiger werden. Offenbar steht auch hier die Chromatizitätzunahme der Kernbläschen mit dem Verbrauch der Drüsenkörnchen in direktem Zusammenhange.

In nächstfolgenden Stadien sinkt die Größe der Kerne, infolge der beginnenden Schrumpfung etwas herab (6). Am Ende der dritten Woche sind sie bereits zu der Ausgangsgröße zurückgekehrt (7). In allen Stadien bewahren sie ein Plasmosom, die Anordnung des Chromatins geht von der körnchenförmigen in eine strangförmige über. Degenerierende Kerne sind selten. Findet man Degenerationsbilder, so handelt es sich stets um Zerfall mit Auflösung der Kernmembran und Zerstreuung des Chromatins (Karyorhexis) — nie um Pyknose.

Der tiefstgreifende Unterschied der langsam verlaufenden Inanition gegenüber liegt hier aber im Verhalten des Drüsenplasmas. In den Drüsen der 4 und 5 Monate lang in normaler Temperatur hungernden Tiere waren sowohl das syncytielle Geflecht, zu welchem sich das Drüsenepithel zahl-

reicher Tubuli umgebildet hat, als auch die intakt gebliebenen Zellen an Plasma sehr arm. Das plasmatische Gerüst bestand aus lockerem Gespinst dünner, sehr schwach basiamphichromatisch färbbarer Fasern.

Textfig. 16.



Drüsenkerne aus verschiedenen aufeinanderfolgenden Inanitionsstadien der Eiweißdrüse einer im Thermostat gezüchteten Schnecke.
1. Drüsenkern einer normalen Schnecke (zum Vergleich), *2.* nach 3 tägiger, *3.* nach 6 tägiger, *4.* nach 10 tägiger, *5.* nach 14 tägiger, *6.* nach 16 tägiger, *7.* nach 20 tägiger Wärmeeinwirkung.
Alle diese Kerne wurden unter derselben Vergrößerung gezeichnet.

Um so mehr fiel dort die starke Färbbarkeit, der Chromatinreichtum der Kerne auf.

Ganz anders lagen die Verhältnisse hier. Sowohl syncytielle Partien, als auch discrete Zellterritorien bestehen aus dichten plasmatischen Gerüsten (Fig. 35). Im Laufe der Inanition wird das Plasma ausgesprochener eosinophil, statt — wie es bei niedriger Temperatur der Fall

war — sich in der Färbung den Kernsubstanzen zu nähern. Die Drüsenkerne stehen, wie bereits gesagt, im allgemeinen dem normalen Zustande näher. Dadurch gewinnt das ganze Gewebe ein Aussehen, welches an Jugendzustände erinnert. Zellen, wie diejenige der Fig. 35, welche aus der Drüse einer 2 Wochen in hoher Temperatur gehaltenen Schnecke stammt, sind den jungen, am Beginn der Secretion stehenden Zellen wesentlich ähnlich.

Einen weiteren Unterschied bildet das Verhalten der Parasomen. Sie sind hier kleiner, nicht schwach basophil, sondern intensiver und ausgesprochen amphichromatisch gefärbt und treten zahlreicher auf.

Es scheint nahe zu liegen, diesen Unterschied im Gehalt an Cytoplasma und an Chromatoplasten (Parasomen) mit dem Unterschiede in der Verbrauchsweise der Drüsenkörnchen in Zusammenhang zu bringen. Wie erwähnt, werden die letzteren hier meist auf cytoplasmatischem Gebiete gelöst und verarbeitet. Die Bilder einer Einwanderung der bei ihrer Involution entstandenen Körper in die Kernbläschen sind hier bedeutend seltener, die Chromatizitätzunahme der Kerne infolgedessen bedeutend geringer, als es bei langsamer Inanition der Fall war. Dennoch verschwinden die Granula vollständig und rasch. Das Verbleiben ihrer Auflösungsprodukte im Bereiche des Cytoplasmas wird eben die Ursache bilden sowohl für den Reichtum an Parasomen als auch für die verhältnismäßig erstaunliche Kompaktheit der plasmatischen Gerüste.

Es wird also bei der langsam, in niedrigen Temperaturen verlaufenden Inanition das Verhältnis zwischen den Kernen und den plasmatischen Territorien, oder richtiger, zwischen den basichromatischen und eosinophilen Substanzen weit mehr zugunsten der ersten verschoben, als es bei beschleunigter Inanition in hoher Temperatur der Fall ist.

Ob hier bei tiefer greifender Untersuchung die direkte Wirkung des Temperaturunterschiedes an und für sich, oder die Beschleunigung der Inanition als Hauptursache der veränderten Gestaltung dieses Verhältnisses zu nennen wäre, ist aus diesen vorläufigen Beobachtungen nicht zu erschließen.

5. Winterschlaf.

In Fig. 38 und 39 (Taf. XXVIII) sind zwei Eiweißdrüsenzellen von *Helix arbustorum* dargestellt, diejenige der Fig. 38 aus der Drüse eines am Beginn, die der Figur 39 am Ende einer normalen Winterschlafperiode stehenden Individuums. Man sieht, daß die Winterruhe keine erheblichen Veränderungen im Bau der Drüsenzellen hervorruft. Schon im Herbst gehen diese Zellen, ähnlich wie alle ihre inneren Bestandteile, in Ruhe-

zustand über, indem sich die Kerne und die Drüsenkörnchen abrunden, das Kernchromatin in feine Körnchen verteilt wird und auch die Kapuzen an den Drüsenkörnchen meist zu einer runden Gestalt zurückkehren, ohne sich von den Trägern zu lösen (Fig. 38 u. 40, Taf. XXVIII). Wenn im Laufe der Winterruhe geringe Veränderungen im inneren Zellbau eintreten, so betreffen sie scheinbar nur die Halbmondkörperchen. Diese werden nämlich vielleicht etwas kompakter und kleiner. Im Zerfall begriffene Körnchen sind seltener, als es in den Sommerpräparaten der Fall war. Die häufigsten Gestalten der Körnchen dieser Präparate sind in der Fig. 40 (Taf. XXVIII) zusammengestellt. Ein Vergleich mit den Sommerformen der Fig. 3, Taf. XXVIII, zeigt, daß während der Winterruhe die Träger etwas homogener und dunkler gefärbt sind, was zur Folge hat, daß sich Träger und Kapuze nicht so scharf gegeneinander abgrenzen und daß auch die Zellen nicht so prall mit Secret gefüllt erscheinen, die Zellgrenzen etwas deutlicher hervortreten.

Wenn man die Schnecken kühl und trocken aufbewahrt, läßt sich der Winterschlaf weit über die normale Dauer hinaus verlängern. Ich habe zwei Schnecken, die von mir im März 1911 aus einer Ortschaft in Weißrußland nach Krakau noch eingekapselt gebracht wurden, in der Tischschublade liegen gelassen, wo ich sie am 10. Januar 1912 immer noch schlafend und mit demselben Deckel verschlossen fand. Nach der Entfernung des Deckels und in eine feuchte Schale gebracht, krochen die Tiere, zwar sehr langsam, heraus und wurden am selben Tage getötet.

Da der Winterschlaf in der Heimatsortschaft meiner Schnecken in der Regel schon in den letzten Septembertagen beginnt, dauerte der Schlafzustand hier wenigstens 15 Monate. Selbstverständlich läßt sich dieser Zustand mit dem Winterschlafe nicht identifizieren. Der Organismus wird auf die Periode der Winterruhe in wahrscheinlich vielfacher Weise vorbereitet. Die Hauptausrüstungen bestehen in der Ansammlung eines Nahrungsvorrates, der in verschiedenen Geweben, bei den Schnecken wohl hauptsächlich in der Leber, aufgespeichert wird, sowie auch in der Herabsetzung aller Lebensfunktionen auf ein gewisses Minimum. — Es sind Anpassungserscheinungen, die zwar durch wiederholt unter gleichen Bedingungen und in gleichen Zeitperioden stattgehabtes Auftreten vervollkommnet und dem Organismus tief eingeprägt sind, jedoch ihre volle Wirkungskraft wahrscheinlich nur für die normale Dauer der Winterruhe äußern.

Wird diese normale Dauer überschritten, so tritt der Hungerzustand ein. Allerdings war vorauszusetzen, daß hier die Karenz einen andern

Einfluß haben wird, als bei Einwirkung auf eine Sommerdrüse, — einerseits deshalb, weil bei ihrem Beginn sowohl ein Rest des Speichervorrats, als auch die Herabsetzung der Intensität des Stoffwechsels wahrscheinlich noch bestehen, anderseits weil die während des Winterschlafes im Organismus angehäuften Excreta, im Sinne einer Kohlensäurevergiftung wirkend, noch weiter diese Intensität herabsetzen können.

Diese Voraussetzung wurde durch histologische Untersuchung der Eiweißdrüse in Präparaten der nach fünfzehnmonatigem Schlafe getöteten Schnecken vollkommen bestätigt. Es erwies sich, daß die Reduktion hier viel geringere Fortschritte zeigt, als es nach fünfmonatiger, aber im Sommer begonnener Karenz der Fall war.

Die Secretkörnchen, welche bei der Karenz schon im dritten Monat beinahe vollständig aufgezehrt wurden, sind hier in noch ziemlich ansehnlicher Menge vorhanden. Die Zellgrenzen sind meist deutlich erhalten. Degenerationserscheinungen an Kernbläschen sehr selten. Wo die Zellgrenzen erhalten blieben, wie es in zahlreichen Tubuli der Fall war, sind die Zellen zwar viel kleiner geworden, bewahren aber ihr normales Aussehen (Fig. 42).

An den Secretkörnchen ist die Entmischung der Substanzen, aus welchen sie aufgebaut waren, vollständig durchgeführt. Von der eosinophilen (in diesen mit Hämatoxylin-Orange G gefärbten Präparaten hellgelben) Substanz ist sehr wenig geblieben. Nur vereinzelt findet man große, hellgelbe Körnchen, gewöhnlich dann in unmittelbarer Nähe der Zellkerne. Viel zahlreicher sind homogene amphichromatische Kugeln (Fig. 42), die hier gewöhnlich in oberen Zellteilen oder in von der Zelle abgeschnürten Waben liegen. Kleine, über das ganze Zellgebiet zerstreute dunkle Körnchen (Sekundärgranula), auch Parasomen und ergastoplasmatische Fasern sind sehr zahlreich, so daß im großen und ganzen diese Präparate in Gehalt an chromatoplasmatischen Differenzierungen sowohl die Hunger- als die Wärmepräparate übertreffen.

Da das plasmatische Gerüst auf ein dünnes Netzwerk reduziert erscheint, und die Drüsenkerne verhältnismäßig chromatinarm sind, so dürfen wir vermuten, daß ein beträchtlicher Teil der schwindenden Halbmondkörperchen statt unmittelbar zur Rekonstruktion des Plasmas verbraucht zu werden, wie dies in der Periode der Eiablage und bei den in hoher Temperatur hungernden Tieren der Fall ist, oder — wie bei langsamer Hungerinanition — nahezu ausschließlich zum Chromatinwachstum der Drüsenkerne beizutragen, hier in Gestalt verschiedener Chromatoplasten abgelagert wurde.

6. Physiologische Degeneration (Eiablage).

Zwei im Garten beim Eierlegen gefundene Weinbergschnecken wurden in eine Schachtel gebracht, wo sie noch einige Eier legten.

Nach 2 Stunden wurden die Tiere getötet. Die Eiweißdrüsen waren hell, weißlichgelb gefärbt und sehr stark aufgequollen. An der Verbindungsstelle mit dem Spermoviduct und bis ziemlich weit in den Leitungskanal der Eiweißdrüse herein fand man einige, bereits mit gallertiger Hülle umgebene, große Eier. Das Material wurde mit Sublimatessigsäure fixiert.

Die histologische Untersuchung zeigte, daß die Drüse sich eben noch in lebhafter, mit physiologischer Degeneration verbundener Ausscheidung befand. Alle Entleerungsstadien sind hier oft auf einem Gesichtsfelde anzutreffen und dicht daneben in einigen bereits entleerten und erschöpften Kanälchen auch Bilder weit fortgeschrittener Degeneration. Wo die Zellen noch Secret enthalten, liegt es stets im peripheren Zellteil, zu unregelmäßigen Klumpen verschmolzen, die sich gleichmäßig basiamphichromatisch färben (s. die oberste Zelle in der Fig. 37, Taf. XXVIII).

Eine Abspaltung der rein basophilen Substanz muß entweder ganz simultan durchgeführt werden, oder in die Vorstadien der Tätigkeitsperiode fallen — aus welchen ich leider keine Präparate besitze —; hier scheint sie sich schon vollzogen zu haben.

Weiter geht der Entmischungsprozeß nicht. Die oxychromatischen und die amphichromatischen Substanzen, deren Verbrauch in der Karenz getrennte Wege ging, scheinen hier, wie aus Fig. 31 und 37 der Taf. XXVIII ersichtlich, in Form der genannten großen Secretklumpen gemeinsam ausgeschieden zu werden. Infolge starker Ansammlung der Secreta im peripheren Zellteil erfährt der Zelleib eine Umgestaltung: die cylindrische Zelle wird keulenförmig. Der schmale untere Teil ist plasmareich, im allgemeinen scheint das Drüsenplasma dichter als es zur Ruhezeit war, enthält zahlreiche feine basophile Granulationen, sonst färbt es sich rein eosinophil und auffallend stark. Die Zellkerne haben an Größe zugenommen. Wie die Fig. 31, 32, 33 und 37, Taf. XXVIII, zeigen, sind sie, sowohl mit normalen als besonders mit den Kernen der Hungerpräparate verglichen, auffallend chromatinarm. Das Chromatin bildet feine Bröckchen und Stränge, in den meisten Kernen findet man ein, manchmal zwei bis drei winzige Plasmosomen.

Das Lumen mancher Tubuli ist mit Massen verstopft, in welchen man noch die Secretklumpen und zahlreiche Kerne unterscheiden kann. Ihrem Aussehen nach scheinen es am ehesten die Kerne des centrotubu-

lösen Syncytiums zu sein. Sie liegen, in ein amorphes, feinkörniges Substrat eingebettet, offenbar in dem durch Zerfall der Secretkörner, wie auch der syncytiellen Schicht gebildeten Detritus (Fig. 31, 34, 37). Die Wände solcher Tubuli bestehen aus abgeplatteten Zellen oder aus Zellresten mit an der dem Lumen zugekehrten Oberfläche unregelmäßig zerrissenem und ausgefranstem Plasmaleib (Fig. 31, 37). Stellenweise geht diese Abplattung so weit, daß die Höhe der Zellen kaum diejenige ihrer Kerne überreicht (Fig. 34).

Nur wenige entleerte Zellen haben bereits eine normale Struktur wiedererreicht (Fig. 36). Diese unterscheiden sich dann aber durch geringeres Volumen, niedrig-kubische Gestalt, dichtes Plasmagerüst und Mangel an syncytieller Bedeckung von den Zellen einer normalen Eiweißdrüse erwachsener Tiere und erinnern mehr an die Verhältnisse in jungen, noch nicht vollständig differenzierten Drüsenepithelien, sowohl als an die oben geschilderten, durch Einfluß einer mit Wärme kombinierten Karenz reduzierten Zellen.

Wir schließen aus den vorgeführten Bildern, daß bei der Entleerung der ganze distale, zum Secretbecher gewordene Zellteil, samt Secretklumpen, die er einschließt, und dem centrotubulösen Syncytium, von welchem er bedeckt ist, abgeschnürt wird und im Lumen des Kanälchens weitere Umwandlung erfährt. Enthält der untere, intakt bleibende Zellteil genug von lebensfähigem Plasma, um in den normalen Zustand zurückzukehren, so bleibt die alte Wand des Kanälchens erhalten, nur wird sie in oben besprochener Weise entdifferenziert, geht also reduktionelle Veränderungen ein. An zahlreichen Stellen scheinen aber die übrigbleibenden Plasmafetzen zur Rekonstruktion des Epithels nicht zu genügen: ganze Drüsentubuli gehen zugrunde. Die Tatsache, daß die Eiweißdrüse der Schnecken regelmäßig zur Legezeit einer physiologischen Degeneration unterliegt, daß sie also zu holokrinen Drüsen gehört, bei welchen Ausscheidung mit teilweiser Zerstörung der secretorischen Elemente verbunden ist, scheint mir von größter Bedeutung für die Erklärung der hohen Reduktionsfähigkeit dieser Drüse zu sein.

Den Verlauf regulatorischer Erscheinungen, welche hier der funktionellen Erschöpfung folgen müssen, habe ich nicht untersucht. Schon in diesen Präparaten findet man aber Wucherungen im Drüsenparenchym in einer Ausdehnung auftreten, welche dafür spricht, daß der Hauptsitz regulatorischer Prozesse im Parenchym zu suchen ist. Im allgemeinen ist hier die Drüse reicher an Parenchym, als sie zur Ruhezeit war. Die hämolymphatischen Räume, die man dort meist leer fand, strotzen von Lymphkörperchen. In ihrer nächsten Umgebung, oft in einem so un-

mittelbaren Connexe mit ihnen, daß sich die Grenze zwischen Parenchym und Hämolymphräumen vollständig verwischt, liegen stellenweise Herde kleiner, dicht gedrängter Kerne in einem plasmatischen Substrate, in welchem die Zellgrenzen nicht mehr zu erkennen sind (Fig. 32, Taf. XXVIII).

Solche Stellen erinnern lebhaft an die subepithelialen Bildungsherde, die ich bei Regeneration der durch Einfluß der Winterruhe teilweise zerstörten Nierenepithelien derselben Tiere beobachtet habe (7), und von welchen ich dort stets die Regeneration ausgehen sah. Diese Analogie genügt selbstverständlich nicht, um mit Sicherheit zu behaupten, daß hier auch die Regeneration des erschöpften Drüsenepithels auf Kosten des subepithelialen Drüsenparenchyms durchgeführt wird. Die Frage nach den Beziehungen, welche hier zwischen dem Drüsenparenchym und dem sogenannten Drüsenepithel bestehen, und somit nach der Genese dieses Epithels, könnte nur auf Grund eingehender, spezieller Untersuchung, — und zwar sowohl der normalen Entwicklung als auch der unter verschiedenen Bedingungen eintretenden Regulation — beantwortet werden. Die Annahme einer intensiven Beteiligung des Parenchyms an der Restitution der degenerierten Drüsentubuli ist aber zum Teil dadurch berechtigt, daß, wie wir es bereits bei der Darstellung histologischer Verhältnisse gezeigt haben, hier die gewebliche Differenzierung im allgemeinen nicht scharf fixiert zu sein scheint, und ferner auch durch die in Drüsenepithelien hungernder Schnecken beobachtete und geschilderte Erscheinung einer funktionellen Umbildung der Parenchymkerne, welche sie den Drüsenkernen vollkommen ähnlich macht.

7. Auffrischung.

Eine von den seit 5 Monaten hungernden Weinbergschnecken wurde durch Bespritzung aufgeweckt, in ein feuchtes Glasgefäß gebracht und mit Pfaffenröhrleinblättern, an welchen sie schon nach einigen Minuten eifrig zu fressen begann, gefüttert. Das Tier schien stark abgemagert, dunkler pigmentiert zu sein als in normalem Zustand, am Rücken war es beinahe schwarz geworden.

Es wurde nach zweitägiger reichlicher Fütterung getötet — die Eiweißdrüse erwies sich beim Herauspräparieren orangegelb und klein wie bei sonstigen ausgehungerten Tieren. Die Untersuchung der Schnittpräparate zeigte, daß hier die Ausarbeitung der Secreta, welche nach fünfmonatigem Hungern vollständig verschwunden waren, wieder in Gang gesetzt und sogar ziemlich weit gediehen war. Diese Wiederherstellung des funktionellen Zustandes zeigt, mit seiner normalen Entwicklung verglichen,

gewisse Unterschiede. Vor allem sei hervorgehoben, daß die Secretgranula gebildet werden, noch bevor es zu der Herstellung normaler Zellstruktur in dem zu unregelmäßigem syncytiellem Geflecht umgebildeten Gewebe gekommen ist (Fig. 44, Taf. XXVIII). Dadurch wird die Annahme, zu welcher mich schon früher die Untersuchung inanitieller Veränderungen im histologischen Bau der Schneckenniere geführt hat, bestätigt, daß nämlich die specifische secretorische Tätigkeit eines Drüsenepithels nicht unbedingt mit seiner Differenzierung in funktionelle Einheitenzellen verknüpft ist und daß sie bestehen kann, auch nachdem durch Einwirkung veränderter Lebensbedingungen die Individualität der Zellen aufgehoben wird.

Ferner sehen wir, daß diese Tätigkeit an Stellen auftreten kann, wo das umgebende Syncytium dem Aussehen seiner Kerne nach eher parenchymatösen als epithelialen Ursprung hat. Der Unterschied zwischen den großen hyperchromatischen Drüsenkernen und den kleinen, verhältnismäßig chromatinarmen Parenchymkernen blieb, wie oben erwähnt, bis in diese späten Karenzstadien deutlich erhalten. Beide Typen lassen sich in den Auffrischungspräparaten sehr gut unterscheiden (Fig. 44 u. 45, Taf. XXVIII). Nun sieht man häufig Secretkörnchen in Vacuolen liegen, an welchen sich nur Parenchymkerne angehäuft haben, beim vollständigen Mangel der großen Drüsenkerne in der Nähe. Die Rolle, welche die Kerne bei Neubildung der Secretkörnchen zu spielen scheinen, und die sich in ihrer Gruppierung um die neuentstehenden Secretvacuolen äußert, kann, wenigstens zeitweise, auch von den Parenchymkernen übernommen werden. Diese Tätigkeit ist äquivalent mit der in Hungerpräparaten beobachteten Beteiligung am Verbrauch der Secretkörnchen und liefert einen weiteren Beweis dafür, daß die funktionelle Sonderung in Drüsenepithel und Drüsenparenchym nur unter gewissen Bedingungen besteht und mit Durchschreiten derselben an Schärfe verliert.

Der Anteil beider Kernarten an dem Wiederbeginn der Secretion äußert sich, wie gesagt, in ihrer Gruppierung um die Secretvacuolen. Seltener, und dann ausschließlich an den großen Drüsenkernen, ist eine intranucleäre Bildung der Secretkugeln zu beobachten (Fig. 45, Taf. XXVIII). Es ist die unmittelbarste Form der Beteiligung des Zellkernes an der Secretion, in der Cytologie bekannt gemacht durch M. Physalix-Picot.

Im allgemeinen haben die Drüsenkerne im Laufe der kurzen Auffütterung an Chromatizität abgenommen. Pyknotische Kerne findet man nicht mehr, dafür trifft man häufig im Zerfall begriffene Kernbläschen, bei welchen die Membran teilweise oder ganz aufgelöst ist und

das Chromatin sich im umgebenden Syncytium zerstreut (Fig. 43). Diese typischen Karyorhexisbilder haben wir in Präparaten aus den letzten Karenzstadien ziemlich zahlreich auftreten sehen; hier sind sie bedeutend häufiger geworden. Es ist sehr möglich, daß die dabei stattfindende Imprägnierung des umgebenden Plasmas mit chromatischen Substanzen für den energisch fortschreitenden Wiederaufbau desselben nicht ohne Bedeutung ist. Wo der Zerfall der Kerne zur Bildung zahlreicher kleiner Bläschen (von uns für den Karyomeriten gleichsinnige Gebilde erklärt) verläuft, geht er bei der Auffütterung direkt in restitutionellen Prozeß über, indem durch Verschmelzung einzelner Bläschen ein einheitlicher Kern wiederhergestellt wird. An einem der Drüsenkerne in Fig. 45 (mit *rk* bezeichnet) lassen sich zum Teil noch die Umrisse der Karyomeriten, aus aus welchen er neuaufgebaut wurde, erkennen.

Das cytoplasmatische Syncytium enthält äußerst zahlreiche kleine, ziemlich schwach basi-amphichromatisch gefärbte Kügelchen (in Fig. 43 und 44 mit *ps* bezeichnet), die sich besonders an der den Secretvacuolen zugekehrten Fläche der Zellkerne und längs der Vacuolenwände dicht gruppieren. Diese chromatoplasmatischen Gebilde würden am ehesten dem Begriff der Parasomen entsprechen. Von den Parasomen der späteren Karenzstadien unterscheiden sie sich durch geringere Größe und mehr amphichromatische Färbung und deutlichere konzentrische Schichtung.

Die verhältnismäßig geringe Anzahl der Parasomen in den Hungerpräparaten, welche dem Beginn der Auffütterung entsprechen, ähnlich wie die für diese Präparate besonders charakteristische Armut an plasmatischer Substanz, zwingt beinahe zu der Annahme, daß sich bei diesem plötzlichen und massenhaften Auftreten der Parasomen chromatische Substanzen der zerfallenden oder sich durch intensive Chromidienbildung ihres übermäßigen Chromatins entledigenden Kerne beteiligen müssen.

Die Kügelchen gruppieren sich an den Secretvacuolen, zum Teil noch in den plasmatischen Wänden derselben, zum Teil intravacuolär in unmittelbarem Kontakte mit den blassen Secretkugeln. Die Lage erinnert an die ersten Entwicklungsstadien der Secretkugeln — an die Primärgranula, dagegen unterscheiden sich diese Kügelchen von ihnen durch beträchtlichere Größe, Spuren einer konzentrischen Schichtung und hellere, mehr amphichromatische (die Primärgranula färbten sich rein basophil) Färbung.

Trotz dieser Unterschiede können sie mit den Primärgranula die gleiche funktionelle Bedeutung besitzen. Es gestaltet sich ja überhaupt dieser Wiederbeginn der Secretion etwas anders als ihre normale Ent-

wicklung und auch die großen hellen Secretkugeln, die wir in den Secretvacuolen liegend finden, sind den typischen Halbmondkörperchen einer normalen Eiweißdrüse kaum ähnlich. Der vollständige Mangel der sonst charakteristischen Binnenstruktur, homogene und sehr schwach amphichromatische Färbung machen sie vielmehr denjenigen Eiweißkörnchen ähnlich, die wir in jungen, im Beginn ihrer Funktion stehenden, Eiweißdrüsenzellen sahen (Fig. 6, Taf. XXVII).

Wir kommen nun zu der Überzeugung, daß, ähnlich wie die normal herrschende histologische Strukturgliederung des secernierenden Epithels in diskrete Zellgebiete nur ein an gewisse Bedingungen eng geknüpfter Zustand war, so ist auch die Art und Weise, in welcher sich die Secretion gestaltet, sowie auch die Form, welche die Secretionsprodukte annehmen, nicht ein für allemal für die betreffende Drüse gegeben, sondern sind von den Bedingungen, in welche der ganze Organismus gebracht wird, beständig abhängig und können mit ihrem Wechsel auch und beträchtlich wechseln.

8. Zusammenfassung und Besprechung der Resultate.

Unsre Beobachtungen lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. In der Eiweißdrüse der Schnecken sind als histologische Bestandteile zu unterscheiden: das secretorische Epithel, das interstitielle Parenchym und das centrotubulöse Syncytium. Das letztgenannte scheint dem Bau seiner Kerne nach dem Parenchym anzugehören. Seine Genese und Bedeutung sind unklar.

2. Das secretorische Epithel besteht ausschließlich aus Eiweißzellen (es ist eine rein seröse Drüse). Unter normalen Verhältnissen, in Drüsen geschlechtsreifer Individuen sind alle Zellen gleichmäßig stark mit Secretkörnchen gefüllt, wodurch die basale Lage der Zellkerne, Vergrößerung der Zellvolumina und Ausbildung des plasmatischen Gerüstes zu grobmaschigem, dünnwandigem Wabenwerke hervorgerufen werden.

3. Die Secretkörnchen zeigen einen zusammengesetzten Bau, nach dem Typus der Heidenhainschen Halbmondkörperchen. Sie bestehen aus einer amphichromatischen bis basophilen Kapuze und einem eosinophilen Träger. Der zusammengesetzte Bau wird auf dem Wege regelmäßiger Entwicklung erreicht. Den Ausgang bildet das Stadium intraplasmatischer Primärgranuli, — die Endphase der progressiven Umbildungen das Halbmondkörperchenstadium. Daraufhin folgt der Zerfall des Trägers und Involution des Körnchens. Die Kapuzen scheinen jedoch,

zur Gestalt der Sekundärgranula zusammensinkend, ihre Individualität bewahren zu können.

In den Primärkörnchen und ihren weiteren Entwicklungsformen (Kapuzen) sehen wir die einzige Chromatoplastenform einer normalen Eiweißdrüsenzelle.

4. Die Untersuchung der Eiweißdrüse junger Schnecken bewies, daß a) beim Wachstum der Drüse sich die Epithelzellen auf dem Wege einer durch Zweiteilung eingeleiteten Amitose vermehren; b) daß sich die Kerne als Drüsen und Parenchymkerne differenzieren zu einer Zeit, wo das Protoplasma ein einheitliches, undifferenziertes Syncytium bildet; c) daß, wo Zellgrenzen aufgetreten sind, die jungen Zellen reichliche ergastoplasmatische Fasern enthalten; d) daß diese Fasern beim Beginn der Secretion schwinden, dagegen zahlreiche Primärgranula erscheinen und e) daß sich die Secretion bei ihrem Beginn anders gestaltet, als es bei geschlechtsreifen Tieren der Fall war, indem statt zusammengesetzter homogene Kugeln gebildet werden.

5. Die Einwirkung fünfmonatiger Karenz beeinflußt die verschiedenen Zellbestandteile: Kerne, Plasmaleiber und Drüsenkörnchen, in verschiedener Weise.

a) Die Eiweißkörnchen verlieren ihre Individualität, verschmelzen untereinander und werden innerhalb der Zellen verbraucht. Die Trägersubstanz wird am frühesten aufgelöst, an ihrem Verbrauch beteiligen sich die Zellkerne. Die Kapuzen werden umgebildet, die Umbildung erfolgt zum Teil auf cytoplasmatischem Gebiet, zum Teil intranucleär. Im Zelleib wird ein Teil der chromatoplasmatischen Substanz in Gestalt der Parasomen abgelagert, in dem Kern wird sie zu Basichromatin umgewandelt.

b) Die Kerne beteiligen sich am Verbrauch der Trägersubstanz und sind der Hauptort der Ablagerung der Kapuzensubstanz (Chromatoplasma). Infolgedessen nehmen sie an Größe und besonders an Chromatingehalt zu. Zerfall der Kerne tritt erst im fünften Hungermonat häufiger auf, er scheint stets durch Übermaß an Chromatin bedingt, trägt entweder ausgesprochen degenerativen (Pyknose, Karyorhexis), oder mehr regulatorischen Charakter (Karyomeritenbildung).

c) Die plasmatischen Zelleiber nehmen an Größe rasch ab. Dabei wird ihre, schon normalerweise sehr beträchtliche individuelle Variabilität noch gesteigert, indem der Verbrauch der Drüsengranula ungleichmäßig verläuft. Einzelne Zellterritorien verlieren frühzeitig ihre Individualität, das Drüsenepithel wird zu syncytiellem Gewebe umgebildet. In diesem treten zerstreut kleine Parasomen auf.

d) Durch Verwischen der Zellwände im Epithel verliert sich auch dessen Abgrenzung gegen das interstitielle Parenchym. Die Parenchymkerne können in das epitheliale Syncytium einwandern und sich an dem Verbrauch der Secretreste beteiligen, wobei sie sich vergrößern und den Drüsenkernen ähnlich gestalten. Beginnende Degeneration im Bereiche des Drüsenepithels löst Wucherungserscheinungen (amitotische Kernvermehrung) im interstitiellen Parenchym aus.

6. Hungern in um 15° C gesteigerter Temperatur bewirkt nach 3 Wochen eine Entleerung und Volumenabnahme der Drüsenzellen, welche denjenigen, die beim Hungern in normaler Temperatur im vierten Monat erreicht werden, gleichkommen. Der Einfluß der Temperatur ändert den Verlauf der Inanitionserscheinungen, insofern das Material der Drüsenkörnchen mehr auf cytoplasmatischem Gebiet verbraucht wird und es nicht zu einer Hyperchromasie der Kerne kommt. Infolgedessen ist hier das Cytoplasma in entleerten Zellen besser erhalten, die Chromatoplasten (Parosomen) sind zahlreicher.

7. Die Drüse secerniert ausgiebig nur einmal jährlich, zur Legezeit. Die Entleerung ist mit physiologischer Degeneration verbunden. Die oberen Zellteile werden samt den Secreta und dem centrotubulösen Syncytium entfernt. Ähnlich wie das Hungern ruft die funktionelle Erschöpfung des Drüsenepithels Wucherungserscheinungen im Parenchym hervor, nur geschieht es in viel größerem Umfange. Die Anhäufung der Kerne im interstitiellen Parenchym ist zum Teil einer amitotischen Vermehrung der Parenchymkerne, zum Teil der Immigration zahlreicher Wanderzellen aus den hämolymphatischen Lacunen zuzuschreiben.

8. Der Winterschlaf ruft bei normaler Dauer keine Veränderungen hervor. Künstlich verlängert, geht er in Hungerinanition über, die infolge der Nachwirkung der Winterruhe noch langsamer als normal verläuft. Dem eigentlichen Hungern gegenüber ist diese Inanition dadurch charakterisiert, daß die Drüsenkerne nur wenig chromatinreicher werden. Die chromatoplasmatische Substanz verbleibt auf cytoplasmatischem Gebiete, wo sie zur Bildung reichlicher ergastoplasmatischer Fasern und Parasomen beiträgt.

9. Die ersten regulatorischen Erscheinungen, die bei Auffütterung in dem syncytiellen Gewebe einer ausgehungerten Drüse auftreten, bestehen in Auflösung der Kernmembran und in Zerstreuung des Chromatins bei zahlreichen Kernen (intensive Chromidienbildung) und Restitution ganzer Kerne aus den Karyomeriten. Die Secretion beginnt, bevor die gewebliche Differenzierung und Gliederung des Syncytiums in discrete Zellgebiete wiederhergestellt wurden. Es beteiligen sich an der beginnen-

den Secretbildung sowohl die Drüsen- als auch die Parenchymkerne. Wie beim Beginn der Secretion in den Zellen einer jungen Drüse werden hier auch homogene Secretkugeln gebildet.

Bei dieser Rekapitulation treten zwei Erscheinungen deutlich hervor, die mir das Auffallendste an der Inanition der Eiweißdrüse zu sein scheinen. Es ist diejenige, daß hier sowohl die gewebliche Differenzierung als auch die Gliederung des secretorischen Epithels in diskrete Zellgebiete aufgehoben werden kann, ohne daß die Drüse dadurch an Restitutionskraft verliere, ferner die, daß sich die Kerne und die Zelleiber der Einwirkung des Hungerns gegenüber als sehr ungleich resistent erwiesen.

Die gewebliche Differenzierung scheint sowohl beim Einfluß des Hungerns als auch bei der physiologischen Degeneration an Schärfe zu verlieren. Nicht nur verwischen sich die Grenzen zwischen dem Drüsenepithel und Drüsenparenchym, sondern es werden von Parenchymkernen Lagen und Funktionen übernommen, die sonst den Drüsenkernen eigen waren. Dabei erfahren die Parenchymkerne funktionelle Umgestaltungen, welche sie sowohl der Gestalt als auch dem Chromatingehalt nach nicht mehr von den Drüsenkernen unterscheiden lassen. Wo die Drüsenkerne degenerieren, werden sie zum Teil durch Parenchymkerne ersetzt. Diese Erscheinungen haben wir beim Hungern (Fig. 22, 27, 29), und in viel größerer Ausdehnung bei Auffütterung ausgehungerter Tiere (Fig. 44, 45) und zur Zeit der Eiablage (Fig. 32, 34) beobachtet. Sie können uns nicht befremden, da wir in der histologischen Literatur mehrfach Angaben über ein fortwährendes Bestehen inniger Beziehungen zwischen verschiedenen secretorischen Epithelien und dem epithelialen Bindegewebe finden. Ich will nur einige erwähnen. Besonders wichtig scheint mir die Beobachtung von Pacaut und Vigier zu sein über die Umwandlung erschöpfter Drüsenzellen in Elemente des Parenchyms, und zwar um so mehr, da diese Beobachtung sich ebenfalls auf die Schnecken bezieht und im Laufe sehr eingehender und gründlicher histologischer Untersuchung gemacht wurde. In den Speicheldrüsen der Schnecken können sich, nach den Angaben dieser Autoren, die jungen Epithelzellen entweder zu Schleimzellen (Mucocyten), oder zu Eiweißzellen (Zymocyten) differenzieren. Die erschöpften Schleimzellen degenerieren. Von den Eiweißzellen können sich einige, nach Entleerung und einer Reihe von Veränderungen, schließlich in Leydigsche Zellen — typische Komponenten des Schneckenparenchyms — umwandeln. «Certains aspects», sagen darüber die Autoren, «semblent pouvoir faire admettre la transformation de la cellule cystique en cellule de Leydig, qui deviendrait alors une forme de convergence, à laquelle

pourraient aboutir des éléments génétiquement distincts et ne provenant pas nécessairement du même feuillet de l'embryon.» (Von mir gesperrt.)

In den von Pacaut und Vigier geschilderten Erscheinungen handelte es sich um Rückdifferenzierung secretorischer Epithelzellen in parenchymatöse Elemente. Einen Fall progressiv gerichteter, vom Parenchym ausgehender Umbildung habe ich (1910) in der Niere derselben Tiere beobachtet. Die Schneckenniere funktioniert während der Winterruhe, wo Harnentleerung nicht stattfindet, als Speicher der Harnconcremente. Dieser Funktion paßt sich das Organ durch intensives Wachstum des Drüsenepithels an. An der Neubildung der Drüsenfalten beteiligen sich sowohl epitheliale als parenchymatöse Elemente; die Anlagen neuer Falten können sogar zum Teil unter der Basalmembran, also in einer rein parenchymatösen Lage, möglicherweise unter Beteiligung der Wanderzellen entstehen. Ein Jahr später wurden von Nussbaum und Oxner (1119) ähnliche Erscheinungen bei der Regeneration der Körperfragmente von *Lineus lacteus* beschrieben[1]). Durch Entdifferenzierung werden im Parenchym Wanderzellen gebildet. Diese gehen zum Teil zugrunde, zum Teil aber können sie, noch weiter entdifferenziert, sich dann weiter zu andern Geweben des Regenerates (so zum Darmepithel) entwickeln. Die neu publizierten Untersuchungen dieser Autoren über die Wirkung des Hungerns auf den Organismus der Nemertinen zeigen, daß auch durch Einfluß des Hungers Umbildungsprozesse im Parenchym ausgelöst werden. Die Umdifferenzierung wird hier nur nicht zu Ende durchgeführt. Es werden zahlreiche Wanderzellen gebildet, sie differenzieren sich aber nicht weiter, sondern gehen zugrunde, »indem sie von den lebensfähigeren Geweben resorbiert werden.«

Es sei noch bemerkt, daß auch bei Wirbeltieren, wo die gewebliche Differenzierung vielleicht die höchste Stufe erreicht, eine innige Beziehung zwischen den secretorischen Epithelien und dem Bindegewebe in der Regel erhalten bleibt. Es wird neuerdings von Maximow auf diese Beziehungen aufmerksam gemacht. »Amiboide, indifferente Mesenchymzellen, Lymphocyten, nisten sich zwischen den entodermalen Epithelzellen ein und entfalten hier eine außergewöhnliche Vermehrungsfähigkeit. Was dies Verhältnis der beiden Zellarten für eine physiologische Bedeutung hat, das entzieht sich vorläufig unserm Verständnis.«

---

[1]) Die Autoren scheinen ihren Beobachtungen die Bedeutung einer histologischen Neuentdeckung zuzuschreiben — merkwürdig genug, da es sowohl in der zoologischen, als besonders in der botanischen Literatur nicht an Beobachtungen fehlt, die den ihrigen sehr nahe stehen.

Die wenigen hier erwähnten Literaturangaben werden wohl genügen, um als Beweis zu gelten, daß durch bestimmte Bedingungen Zustände herbeigeführt werden können, in welchen die — normal als Regel geltende — histologische Differenzierung an Schärfe verliert, oder vollständig aufgehoben wird. Solche Zustände sahen wir beim Hungern und mit der funktionellen Erschöpfung eintreten. Ihr Auftreten ist hier um so begreiflicher, als es sich um den Schneckenorganismus handelt, wo die gewebliche Gliederung überhaupt nicht scharf durchgeführt zu sein scheint (diffuse Niere, gemischter Charakter der Epithelien der Drüsenkanälchen in Speicheldrüse, Hepatopancreas, Eiweißdrüse, heterogener Bau des Parenchyms).

Es gibt bisher keine genügende Bearbeitung des Molluskenparenchyms. Wir wissen, daß es ein äußerst heterogenes Gewebe ist, Sitz zahlreicher, kaum gut lokalisierter Funktionen. Die erwähnte Angabe von Pacaut und Vigier über genetische Beziehungen der Parenchymzellen zu Epithelzellen der Speicheldrüse, meine Beobachtungen über das Verhalten des Parenchyms in der Niere und der Eiweißdrüse beweisen, daß es auch im erwachsenen Organismus eine hohe Plastizität bewahrt, zu fortwährender Differenzierung fähig ist. — Wenn wir nur die Eiweißdrüse in Betracht ziehen, von ihrer Histogenese vollständig abgesehen, so wie sie bei erwachsenen Schnecken unter normalen Verhältnissen gebaut ist, können wir ihren histologischen Bau auch so schildern, daß sie neben funktionell differenziertem, fertigem Gewebe stets noch Anlagematerial enthält — beide räumlich nicht scharf voneinander gesondert.

Es sei hier an die von Driesch (1219) gegebene Definition des »Fertigseins« erinnert. Es soll bedeuten: »ohne eintretende Formstörung, keinen Folgeprozeß mehr an sich geschehen lassend«. »Was embryonal ist«, sagt ferner Driesch, »differenziert sich, muß sich differenzieren. Was fertig ist, umgestaltet sich oder regeneriert sich, kann sich umdifferenzieren oder regenerieren.«

Halten wir uns an diese Begriffe, dann kommen wir, will es mir scheinen, zu der Überzeugung, daß die von uns geschilderten Erscheinungen kaum als Umdifferenzierungen bezeichnet werden können. Wir können kaum die Anhäufung der Harnconcremente in der Schneckenniere während der Winterruhe, die Auflösung der Drüsenkörnchen in der Eiweißdrüse zur Zeit der Eiablage, welche ja die morphologisch wahrnehmbaren Veränderungen in Drüsenepithelien sind, auf welche die Umbildungen im subepithelialen Bindegewebe folgen, als »Formstörungen« bezeichnen. Die Art und Weise, wie diese Vorgänge im Epithel einen Reiz auf das Parenchym ausüben, das Wesen dieses Reizes ist uns unbekannt, es

sind aber Vorgänge des normalen Lebens, stets in gleichen Zeitabständen und in gleicher Stärke wiederkehrend, und können unmöglich als Störung gelten. Die Reaktion, welche sie auslösen, entzieht sich demnach dem Begriffe einer Regeneration oder Umdifferenzierung, es ist vielmehr eine Weiterentwicklung des histologisch »unfertigen« interstitiellen Gewebes.

Diese Beobachtungen, auf welche es hier ankommt, könnten allerdings erst dann verwendet werden, wenn man über die histogenetische Natur des syncytiellen Drüsenepithels der Eiweißdrüse etwas mehr wüßte. Angesichts des erwähnten diffusen Baues aller Drüsentubuli, wie auch der Tatsache, daß sich in der Umgebung des Gonoductensystems im Parenchym zerstreute, den secernierenden Zellen der Eiweißdrüse sehr ähnliche, Eiweißzellen finden, bleibt die Annahme nicht ausgeschlossen, daß hier eben die secernierenden Zellen in den Kanälchenwänden von Anfang an bindegewebiger Herkunft waren. Um so weniger möchte ich von einer »Umdifferenzierung« bezüglich der im Parenchym der Hungerpräparate beobachteten Umbildungen reden, da es dort — in dem strukturlosen Syncytium — besonders schwierig wäre, das vom secretorischen übriggebliebene und das interstitielle Gewebe auseinanderzuhalten. Eins ist sicher: Für die Zelleiber wird in zahlreichen Tubuli die gewebliche Differenzierung vollständig aufgehoben, was die Zellkerne anbetrifft, so werden hier infolge der neuen Funktion (Anteil am Verbrauch der Drüsenkörnchen) Formen geschaffen, von welchen wir mit Pacaut und Vigier sagen können, daß es Convergenzformen sind, zu denen genetisch verschiedene Elemente gelangen können.

Daß beim Hungern die normale zellige Struktur verschiedener Gewebe einem syncytiellen Zustande weicht, wurde vielfach beobachtet. Ich verweise auf die Schilderungen inanitieller Erscheinungen, die von Schultz und Stoppenbrink für Süßwassertricladen, von Citron für *Syncoryne sarsii*, von Nussbaum und Oxner für die Nemertinen gegeben wurden.

In der Schneckeneiweißdrüse sahen wir das Drüsenepithel sich unter dem Einfluß des Hungerns zu einem Syncytium umwandeln, das Parenchym sowohl in den Hungerpräparaten als in der Umgebung der zur Zeit der Eiablage erschöpften Drüsentubuli, überhaupt an allen Stellen, wo lebhafte Wucherungserscheinungen auftraten. Die Möglichkeit einer Rückkehr des so umgestalteten Gewebes zur normalen Struktur und Tätigkeit (wie wir es sowohl bei der Auffütterung als auch zur Zeit der Eiablage sahen) scheint zu beweisen, daß die zellige Struktur eine

Einrichtung ist, die, an eine bestimmte, als »normal« geltende Gestaltung der Lebensvorgänge geknüpft, mit eintretender Veränderung derselben aufgehoben werden kann.

Auf die Frage des ungleich resistenten Verhaltens der Zellkerne und der Plasmaleiber im Hungerzustand will ich hier nicht weiter eingehen — sie wurde oben bei der Zusammenfassung der inanitiellen Erscheinungen (S. 593—596) zum Teil erörtert. Wie ich daselbst an Hand umfangreicher, in den Variationsschemata zusammengebrachten Messungen auseinandergesetzt habe, ist es wohl wahrscheinlich, daß die ungleiche Resistenz zum Teil davon abhängt, daß sich die auf dem nucleären und die auf dem cytoplasmatischen Gebiete beim Beginn der Karenz gruppierten Substanzen in sehr verschiedenem physiologischen Zustande befanden. In der enormen individuellen Variabilität der Volumina der plasmatischen Zelleiber spiegelte sich der Zustand der, ob langsam, fortdauernder secretorischen Tätigkeit, — die regelmäßige Gestalt der Variationskurve, die für Zellkerne gewonnen wurde, entsprach einem Zustande nahezu vollkommener Ruhe. In wie hohem Grade die Intensität der Reaktion auf einen Reiz von dem Zustande, in welchem sich das betreffende Individuum (sei es Organismus, Organ, Zelle oder einer der Zellbestandteile) befindet, abhängig ist, das lernten wir im Laufe dieser Untersuchungen bei dem Vergleich einer im Sommer (also im Zustande der Tätigkeit) beginnenden Karenz mit derjenigen, die als unmittelbare Fortsetzung des Winterschlafes (also im Ruhezustande) begann.

Ich will hiermit nicht sagen, daß wir darin eine genügende Erklärung des verschiedenen Verhaltens der Plasmaleiber und der Zellkerne bei der Inanition finden könnten, — es erscheint mir nur möglich, daß dies einer von den vielen Gründen sein kann, welche den Unterschied bedingen.

Mit der Frage nach den eventuellen Ursachen einer ungleichen Resistenz kehren wir zu dem in der Einleitung (S. 553) bereits angedeuteten Versuche, die Resistenz und Reduktionsfähigkeit auseinanderzuhalten, zurück. Unter Resistenz verstehe ich die Unangreifbarkeit — die Fähigkeit, auch bei veränderten Lebensbedingungen die normale Form und Eigenschaften zu bewahren. Reduktionsfähigkeit sollte die Fähigkeit bezeichnen, auf derartige Veränderung mit weitgehender Umgestaltung zu reagieren, ohne dabei an Restitutionskraft einzubüßen. Um Beispiele zu geben — erwiesen sich bei den Untersuchungen von E. Schultz über Hungerverlauf bei Planarien das Nervensystem und die Geschlechtszellen als resistent, die Copulationsorgane als reduktionsfähig. Ähnlich sind bei hungernden Schnecken auch in späten Hungerstadien die Nervencentren unangegriffen, die Eiweißdrüse auf ein Zehntel ihrer

normalen Größe zusammengeschrumpft und im inneren Bau vollständig verändert, trotzdem aber bei eintretender Auffütterung einer raschen Erholung fähig.

Bekannterweise suchte Schultz die ungleiche Resistenz mit Hilfe des Zweckmäßigkeitsprinzips zu erklären. »Wenn wir die Reihenfolge der Zerstörungen übersehen«, sagt er, »bemerken wir leicht, daß bei derselben ein Prinzip festgehalten wird, wonach zuerst die entbehrlichsten Organe und Gewebe zerstört werden — die unwichtigeren, darauf erst, ganz zuletzt, auch die wichtigsten sterben.« »Hier offenbart der Organismus seine primäre Zweckmäßigkeit.« Diese Erklärung wird auch von Nusbaum und Oxner angenommen.

Es ist klar, daß uns diese Erklärungsweise bessere Dienste leisten würde, wo es sich um Resistenz handelt, als bei der Reduktionsfähigkeit. Im allgemeinen aber, wo es sich um »Reihenfolge der Zerstörungen« nicht innerhalb eines Organismus, sondern einzelner Organe oder Gewebe handelt, kann man kaum sagen, welche von den betreffenden Komponenten für das Ganze »wichtiger«, welche »entbehrlich« ist, — und somit ist hier mit dem Zweckmäßigkeitsprinzip nichts anzufangen. Es scheinen auch sowohl für die Erscheinung der Unangreifbarkeit, der Resistenz-, als der Reduktionsfähigkeit Erklärungsmöglichkeiten zu bestehen, die dem Sinne einer experimentellen Forschung eher entsprechen würden, als die Annahme eines zweckmäßigen Geschehens.

So machen uns Pütters (1900) Arbeiten auf die Bedeutung aufmerksam, welche die Entwicklung der aktiven Oberfläche jedes Organismus für die Intensität seines Stoffwechsels hat. Es liegt die Vermutung nahe, daß ungleiche Resistenz verschiedener Gewebezellen gegen Störungen in normalem Stoffwechsel in ungleicher Entwicklung der Oberfläche, mit welcher sie sich an diesem Stoffwechsel beteiligen, teilweise liegen können. Je dichter, je homogener das Cytoplasma, je regelmäßiger die Form der Zelleiber, um so schwächer ist die freie Oberfläche im Vergleich zu der Protoplasmamasse entwickelt. Je geringer aber die Austauschfläche entwickelt ist, um so leichter dürfte es sein, den Austausch bei ungünstigen Bedingungen herabzusetzen.

Von gleicher Wichtigkeit, und zwar besonders, wo es sich um Erklärung der Reduktionsfähigkeit handeln würde, könnte der Anpassungsgrad des betreffenden Individuums (Organismus, Organ, oder Zelle) an periodisch wiederkehrende ungünstige Verhältnisse oder Schädigungen sein. Es wurde von Roux hervorgeboben, daß die Möglichkeit einer solchen züchtenden Auslese in pathologischen Verhältnissen gegeben wird. »In allen Fällen allgemeiner Schädigung eines Organs« — sagt Roux —

»findet man die verschiedenen gleichfungierenden Zellen desselben Organs stets in verschiedenem Maße verändert; viele gehen zugrunde, manche überdauern die Schädigung, so daß an der Auslese an sich nicht zu zweifeln ist. Die Hauptaufgabe, aber zugleich auch die Hauptschwierigkeit ist es, zu entscheiden, ob diese Auslese eine züchtende, also durch Überbleiben vererbbarer Qualitäten bedingte ist.« »Das Mittel zur Beurteilung, ob züchtende Auslese vorliegt, ist der Nachweis der bleibenden Anpassung des Organs an die chronische Schädlichkeit.«

Die holokrinen Drüsen gehören eben zu Organen, die durch Wiederholung der physiologischen Degenerationen an dieselben angepaßt geworden sind. Die Anpassung äußert sich in der Fähigkeit — auch nach großem Plasmaverluste —, das Verlorene nachzubilden, also in einer regulatorischen Fähigkeit, welche durch oft und in gleichen Zeitabständen stattfindende Äußerungen vervollkommnet und dem Gewebe tief eingeprägt ist.

Zu diesem Drüsentypus gehört nach unseren Beobachtungen die Schneckeneiweißdrüse. Ihre Reduktionsfähigkeit kann mit größter Wahrscheinlichkeit — durch Anpassung an die bei jeder Eiablage sich wiederholenden Degenerationsperioden erklärt werden.

Literaturverzeichnis.

Beylot et Cavalié. Sur la glande albuminipare de l'Escargot. C. R. Soc. Biol. T. LIV. 1902.

Buchner. Beiträge zur Kenntnis des Baues der einheimischen Planorbiden. Jahreshefte d. Vaterl. Naturkunde. 47. Jahrg.

Cavalié, M. Sur la sécrétion de la glande albuminipare chez l'Escargot (Helix pomatia et Helix hortensis). C. R. Soc. Biol. T. LIV. 1902.

Driesch, H. Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

Duthiers Lacaze de, H. Sur les org. de la réprod. de l'Ancylus fluviatilis. C. R. T. CXVIII. 1894.

Enriques, P. Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XV.

Fage, L. Sur les formations érgastoplasmiques des cellules néphridiales de Sangsue C. R. T. CXXXVIII. 1904.

Foot, K. and Strobell, E. C. Pseudoreduction in the Oogenesis of Allobophora foetida. Arch. f. Zellforsch. Hft. I. 1910.

Garnier, P. Contribution à l'Etude de la Structure et du fonctionnement des cellules gland. séreuses. Thèse. Nancy 1899.

Godlewski, Emil (jun.). Plasma u. Kernsubstanz im Epithelgewebe bei der Regeneration der Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. (Fest-)Bd. XXX für Prof. Roux. 1910.

Godlewski, Emil (jun.). Studien über Entwicklungserregung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXXIII. 1911.

Heidenhain, M. Plasma und Zelle. Jena 1907.

Hertwig, R. Über das Wechselverhältnis von Kern u. Plasma. München 1903.

—— Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. I. Hft. 1. 1908.

Jörgensen, M. Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockes von Proteus anguineus. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. I. 1910.

v. Kemnitz, G. Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellforsch. Bd. VII. Hft. 4. 1912.

v. Kostanecki, K. Über eigentümliche Degenerationserscheinungen des Keimbläschens. Bull. de l'Acad. de Sc. Cracovie 1912.

Krahelska, M. Über den Einfluß der Winterruhe auf den histolog. Bau einiger Landpulmonaten. Jen. Zeitschr. Bd. XLVI. 1910.

Loeb, J. Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. Berlin 1909.

Maziarski, S. Recherches cytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandes filières des larves des Lepidoptères. Arch. f. Zellf. Bd. IV. 1911.

Masing, E. Über d. Verhalten der Nucleinsäure bei Furchung des Seeigeleies. Zeitschrift f. phys. Chemie. Bd. LXVII. 1910.

Maximow, A. Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. IV. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIX. 1912.

Němec, B. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andre cytologische Fragen. Berlin, Bornträger, 1910.

Nusbaum, J. u. Oxner, M. Die Restitution des ganzen Darmkanals durch Wanderzellen bei Lineus lacteus. Bull. Acad. Sc. Cracovie 1911.

—— Studien über die Einwirkung des Hungerns auf den Organismus der Nemertinen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXXIV. Hft. 3. 1912.

Pacaut, M. et Vigier, P. Les glandes salivaires de l'Escargot. Arch. d'Anat. micr. T. VIII. 1905—1906.

Paravicini, G. Sullo sviluppo della ghiandola albuminica dell'apparato riproduttore dell'Hel. pomatia. Rend. Ist. lomb. (2). Vol. XXXII. 1899.

Popoff, M. Experimentelle Zellstudien III. Über einige Ursachen der physiol. Depression der Zelle. Arch. f. Zellf. Bd. IV. Hft. 1. 1909.

Pütter, A. Aktive Oberfläche u. Organfunktion. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. XII. 1911.

—— Vergleichende Physiologie. Fischer, Jena, 1911.

Roux, W. Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Bd. I u. II. Leipzig, 1895.

Ruhaschkin, W. Über die Veränderungen der Eier in den zugrunde gehenden Graafschen Follikeln. Anat. Hefte (I. Abt.). Bd. XXXII. 1906.

Schultze, E. Über Reduktionen. I. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VIII. 1904.

—— Über Reduktionen. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXI. 1906.

—— Über Reduktionen. IV. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXV. 1908.

Stoppenbrink, F. Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIX. 1905.

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind mit dem ABBEschen Zeichenapparat nach den Präparaten gezeichnet.

ak = amphichromatische Drüsenkörnchen;
cs = centrotubulöses Syncytium;
chr = Chromidien;
dk = Drüsenkerne;
fr = Flimmertrog am Boden des Hauptkanals der Eiweißdrüse;
hmk = Halbmondkörperchen;
inv = intranucleäre Vacuole;
k = Kapuze;
krx = Karyorhexis;
krm = Karyomeriten;
pg = Primärgranula;
pk = Parenchymkerne;
ps = Parasom;
sk = Seitenkanal;
sl = Seitenleisten;
t = Träger;
zfk = zerfließende Kerne.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Eine mit Secretkörnchen gefüllte Eiweißzelle aus der Eiweißdrüse einer im Juni getöteten *Helix arbustorum.* Vergr. 1150.

Fig. 2. Dasselbe Material wie bei Fig. 1. Drei Drüsenzellen, in welchen die Drüsenkörnchen weggelassen wurden, mit, an der distalen Zellfläche, dem centrotubulösen Syncytium. Vergr. 1150.

Fig. 3. Dasselbe Material. Einige Drüsenkörnchen bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Die alphabetische Ordnung der zur Bezeichnung gebrauchter Buchstaben entspricht der Entwicklungsfolge.

Fig. 4. Drei Drüsenzellen aus der Eiweißdrüse einer jungen Weinbergschnecke von 5,06 g Gewicht. Die Secretion hat noch nicht begonnen. Die plasmareichen Zellleiber enthalten ziemlich zahlreich feine ergastoplasmatische Fädchen. Vergr. 925.

Fig. 5. Dasselbe Material. Einige Kerne, unter welchen sich schon die großen runden Drüsenkerne von den kleineren, länglich-ovalen Parenchymkernen deutlich unterscheiden. Vergr. 925.

Fig. 6. Drüsenzellen mit dem ihnen aufliegenden Teil des centrotubulösen Syncytiums aus der Eiweißdrüse einer Weinbergschnecke von 11,25 g. Secretion bereits begonnen, Secretkörnchen unterscheiden sich durch ihren homogenen Bau deutlich von den zusammengesetzten Halbmondkörperchen einer vollentwickelten Eiweißdrüse. In den Wabenwänden Primärgranula. Vergr. 925.

Fig. 7—12 u. 14. Hungernde *Helix pomatia.* Hungerdauer 2 Wochen.

Fig. 7. Eine noch secretvolle Drüsenzelle. Verschmelzung der Halbmondkörperchen zu Secretmassen und Entmischung ihrer Aufbausubstanzen erst begonnen. Das Chromatin des Kernbläschens nimmt eine strangförmige Anordnung an. Vergr. 925.

Fig. 8. Etwas stärker reduzierte Zelle. An der Peripherie der durch Verschmelzung entstandener Secretmassen wie auch im Zellplasma kleine basophile Sekundärgranula. Vergr. 925.

Fig. 9. Eine Eiweißdrüsenzelle mit beinahe vollständig verbrauchten Drüsenkörnchen und degenerativ veränderter Gestalt des Kernbläschens. In der großen dem Kern genäherten Vacuole im Zerfall begriffene Trägersubstanz — mehr nach oben eine amphichromatische Kugel — Verschmelzungsprodukt der Kapuzen. Vergrößerung 1200.

Fig. 10. Eiweißdrüsenzelle, in welcher die Secretreste enthaltende Vacuole den Kern tief eingebuchtet hat. Im Kernbläschen an der Kontaktfläche mit der Vacuole Bildung winziger chromatischer Körnchen. Vergr. 925.

Fig. 11. Eiweißzelle, in welcher Verschmelzungsprodukte der Drüsenkörnchen einen großen länglichen Klumpen gebildet haben. Am oberen Ende desselben hat sich die amphichromatische Substanz zu kugelförmigem Gebilde abgesondert. Vergr. 925.

Fig. 12. Basaler Teil einer Eiweißdrüsenzelle. Der Kern zipfelförmige Fortsätze bildend, die zwischen die Secretvacuolen hereindringen. Chromatische Körnchen in den Zipfeln besonders reichlich.

Fig. 12*a*. Kern einer Eiweißdrüsenzelle aus denselben Präparaten mit ihm aufgelagerter Secretmasse.

Fig. 13. Eiweißzelle einer seit 4 Wochen hungernden Weinbergschnecke. Basophile (dunklere) und amphichromatische (hellere) Kugeln — Umbildungsprodukte der Reste der Secretkörnchen. Vergr. 925.

Fig. 14*a* u. *b*. Zwei Kerne aus den Eiweißdrüsenzellen einer seit 4 Wochen hungernden *Helix pomatia*. Einwanderung der aus Secretresten entstandenen Kugeln ins Kerninnere. Vergr. 925.

Fig. 15—17. *Helix pomatia*. Hunger 4 Wochen.

Fig. 15*a*, *b*, *c*, *d* u. *e*. Dem steigenden Entleerungsgrad nach geordnete Eiweißdrüsenzellen. In *c*, *d* und *e* Einwanderung chromatischer Kugeln in die Kernbläschen. Vergr. 925.

Fig. 16 u. 17. Auflösung der Zellkerne unter Chromidienbildung in zwei Eiweißdrüsenzellen, deren Secretkörnchen vollständig verbraucht sind. Vergr. 925.

Fig. 18—22. *Helix pomatia*. Hunger 8 Wochen.

Fig. 18. Drei Eiweißdrüsenzellen. Secretreste enthaltende Vacuolen in unmittelbarem Kontakte mit Kernbläschen. Kerne chromatinreich. Vergr. 925.

Fig. 19. Eiweißdrüsenzelle. Lage der Vacuole wie oben. Im Plasma Parasomen. Vergr. 925.

Fig. 20. Eiweißdrüsenzelle. Die Secretvacuole den Kern tief einbuchtend. Vergr. 925.

Fig. 21. Eiweißdrüsenzelle. Secretvacuole vom Kern vollständig umschlossen. In ihrem Innern kleines Plasmosom. Vergr. 925.

Fig. 22. Stück des Querschnittes durch einen Drüsentubulus. Die Zellgrenzen verstrichen. Secretreste noch ziemlich reichlich vorhanden. Parenchymatöse, bzw. dem centrotubulösen Syncytium entstammende Kerne auf epitheliales Gebiet eingewandert. Vergr. 925.

Fig. 23. *Helix pomatia*. Hunger 12 Wochen. Querschnitt eines Drüsentubulus. Syncytielle Umbildung des Epithels. Drüsenkerne teilweise im Zerfall begriffen. Vergrößerung 925.

Fig. 24—27. *Helix pomatia.* Hunger 20 Wochen.

Fig. 24. Längsschnitt eines Drüsentubulus, schräg geführt. Sowohl die Zellgrenzen, als Abgrenzung des Drüsenepithels gegen das Parenchym sind verschwunden, die Wand des Tubulus besteht aus plasmaarmem Syncytium mit unregelmäßig zerstreuten Drüsen und Parenchymkernen. Drüsenkerne hyperchromatisch, teilweise im Zerfall begriffen. Vergr. 925.

Fig. 25. Querschnitt eines Drüsentubulus. Dieselben Verhältnisse wie in Fig. 24. Rechts oben ein pyknotisch degenerierter Kern.

Fig. 26 *a* u. *b*. Zwei Stadien des bläschenförmigen Zerfalls der Drüsenkerne. Vergr. 925.

Fig. 27. Ein Stück des syncytiellen Geflechtes mit zwei noch Secretreste enthaltenden Vacuolen. Rechts degenerierender Drüsenkern, dicht an den Secretvacuolen Parenchymkerne.

Tafel XXVIII.

Fig. 28—30 mit Zeissscher Immersion 1/12, Comp.-Ocular 4, Fig. 31—34 mit Zeissschem Apochromat 4, Comp.-Ocular 6, Fig. 35—38 mit Immersion 1/12, Comp.-Ocular 6, Fig. 38*a* mit derselben Immersion, Comp.-Ocular 8, Fig. 39 Immersion 1/12, Comp. Ocular 6, Fig. 40 Immersion 1/12, Comp.-Ocular 12, Fig. 41—45 Immersion 1/12, Comp.-Ocular 6.

Fig. 28—30. *Helix pomatia.* Hunger 20 Wochen.

Fig. 28. Stück des Drüsenepithels im Längsschnitt. Zellgrenzen undeutlich. Centrotubulöses Syncytium trägt Cilien. Drüsenkerne hyperchromatisch, auf plasmatischem Gebiete schwachfärbbare Körnchen — offenbar Secretreste. Vergr. 750.

Fig. 29. Desgleichen. Vergr. 750.

Fig. 30. Eine starkreduzierte, aber ihre Grenzen noch deutlich bewahrende Drüsenzelle aus denselben Präparaten. Vergr. 750.

Fig. 31—34, 36—37. *Helix pomatia.* Periode der Eiablage.

Fig. 31. Stück des Querschnittes durch einen Drüsentubulus. Entleerte Drüsenzellen mit bei der Entleerung degenerierten oberen Zellteilen. Im Lumen des Kanälchens großer Secretklumpen mit einigen Kernen des centrotubulösen Syncytiums. Vergr. 360.

Fig. 32. Schräg geführter Schnitt durch eine hämolymphatische Lacune. In ihrer nächsten Umgebung ein strukturloses parenchymatöses Geflecht. Dichte Anhäufung kleiner Kerne, an welcher sich die aus der Lacune emigrierenden Wanderzellen zu beteiligen scheinen. Vergr. 360.

Fig. 33. Stück eines entleerten Drüsentubulus mit ziemlich gut erhaltenem Epithel, schräg durchschnitten. Oben degenerierender Drüsenkern. Cytoplasma reich an ergastoplasmatischen Filamenten und besonders an winzigen Parasomen. Vergr. 360.

Fig. 34. Stück eines Drüsentubulus mit sehr stark rückgebildeten Wänden. An Stelle der Drüsenkerne sind Parenchymkerne getreten. Vergr. 360.

Nr. 35. *Helix pomatia.* Hunger im Thermostat 10 Tage. Eine beinahe entleerte Eiweißdrüsenzelle. Kern von normalem Aussehen. Dunkel amphichromatische Kugel nahe der distalen Zellfläche als Secretrestkörper gebliebeu. Vergr. 850.

Fig. 36. *Helix pomatia.* Periode der Eiablage. Eine bei der Entleerung intakt gebliebene Eiweißdrüsenzelle. Vergr. 850.

Fig. 37. Dasselbe wie in Fig. 31. Ein für diese Präparate besonders typisches Aussehen der bläschenförmigen, gequollenen und chromatinarmen Kerne. Vergr. 925.

Fig. 38. *Helix arbustorum.* Beginn der Winterruhe. Eiweißdrüsenzelle. Vergr. 925.

Fig. 38*a*. Desgleichen. Ein Eiweißdrüsenzellkern stärker vergrößert. Vergrößerung 1400.

Fig. 39. *Helix arbustorum.* Ende der normalen Winterruhe. Eiweißdrüsenzelle. Vergr. 925.

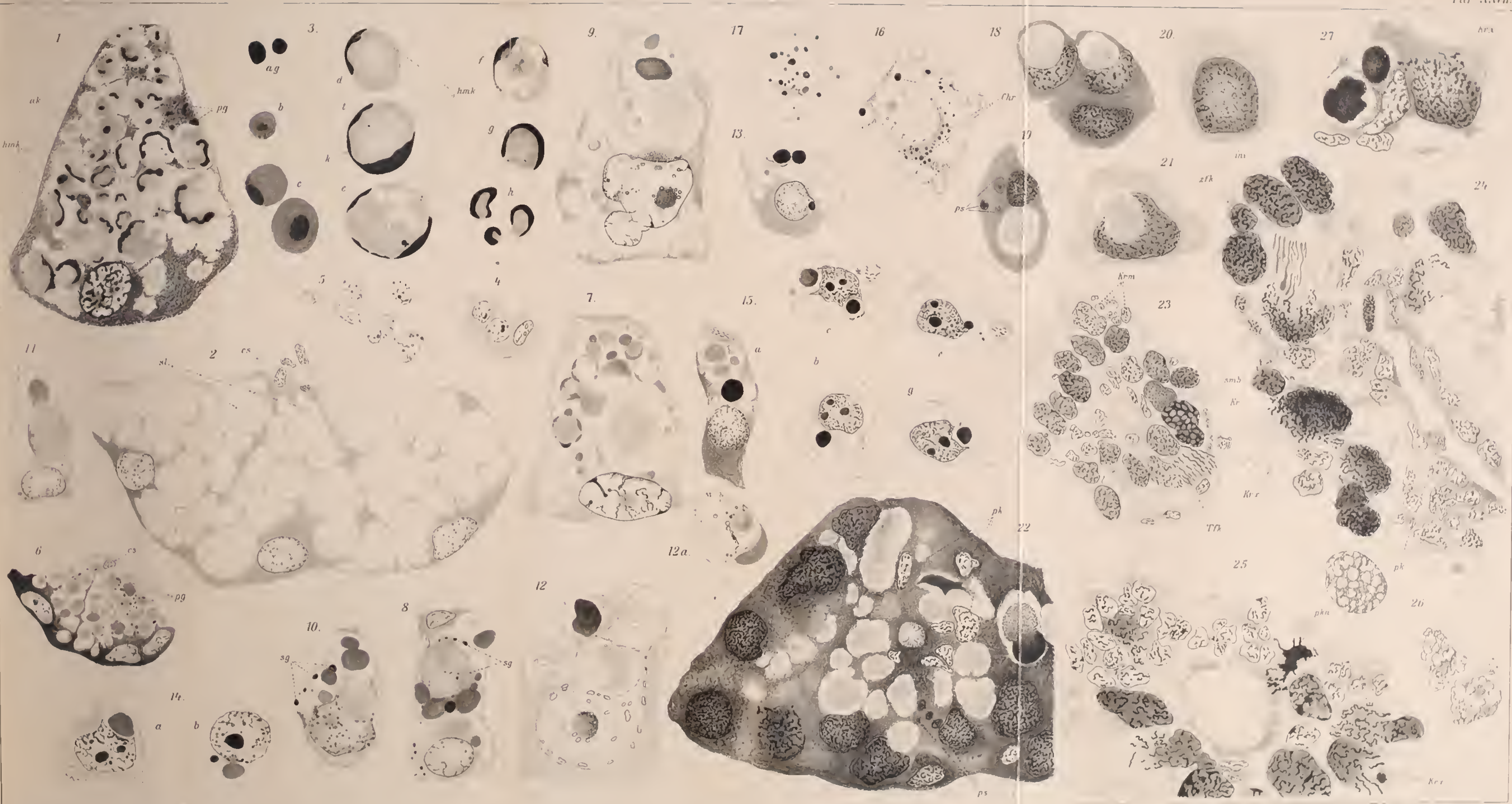
Fig. 40. *Helix arbustorum.* Winterruhe. Verschiedene häufigste Formen der Eiweißkörnchen.

Fig. 41. *Helix pomatia.* Winterruhe im Thermostat. Das Tier wurde nach vierwöchigem Verweilen im Thermostat getötet. Eiweißdrüsenzelle mit kleinem Stück des centrotubulösen Syncytiums. Drüsenkörnchen beinahe unangegriffen. Vergr. 925.

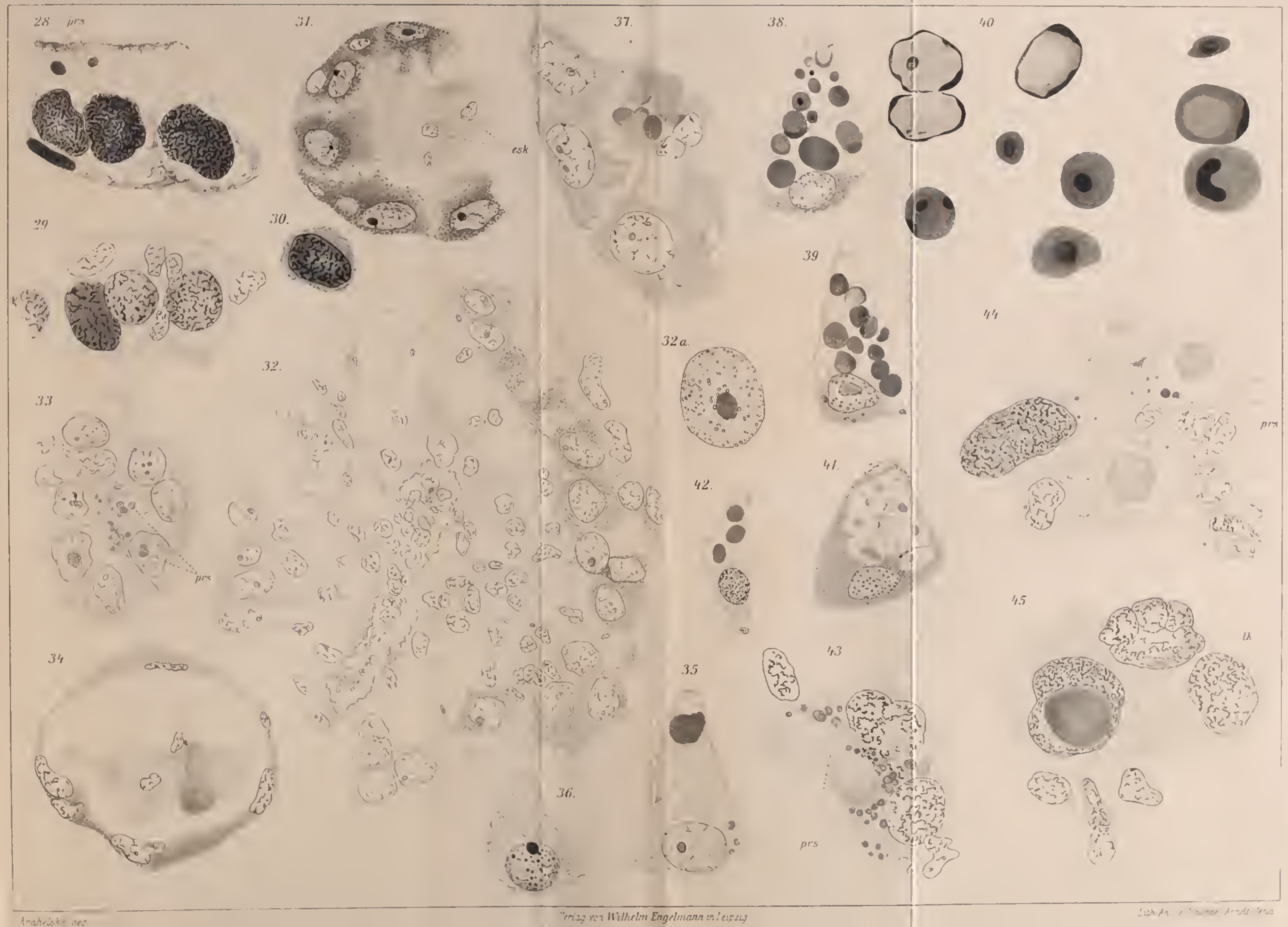
Fig. 42. *Helix pomatia.* Bis auf 15 Monate verlängerter Winterschlaf. Eiweißdrüsenzelle mit noch reichlichen Secretresten und normal aussehendem Zellkern. Vergrößerung 925.

Fig. 43—45. *Helix pomatia.* Auffrischung nach fünfmonatigem Fasten. In allen drei Figuren Stücke des durch Einwirkung des Hungerns zu unregelmäßigem Syncytium umgebildeten Drüsengewebes mit begonnener Ausbildung der Secretvacuolen. Vergr. 850.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



Krahelska gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



Arahelski del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith.Anst. v. Johannes Arndt, Jena

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



NEUNTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 8 TEXTFIGUREN UND 16 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 3. DEZEMBER 1912



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1912

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt**, Zoologisches Institut, **München**, Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Anderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 1. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

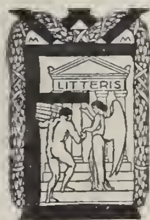
VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



NEUNTER BAND
ZWEITES HEFT
MIT 15 TEXTFIGUREN UND 3 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 10. DEZEMBER 1912



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1912

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 2. Heftes.

Terminologie

der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen

in Verbindung mit

C. Correns
Professor der Botanik in Münster

Alfred Fischel
Professor der Anatomie in Prag

E. Küster
Professor der Botanik in Bonn

herausgegeben von

Professor Wilhelm Roux

Eine Ergänzung zu den Wörterbüchern der Biologie, Zoologie und Medizin sowie zu den Lehr- und Handbüchern der Entwicklungsgeschichte, Allgemeinen Biologie und Physiologie

31 Bogen. 8. In Leinen geb. M. 10.—

Dieses aktuelle Werk des Begründers der tierischen Entwicklungsmechanik und dreier Mitarbeiter gibt die zureichende Erklärung der zahlreichen wissenschaftlichen Bezeichnungen, welche die menschliche Forschung der Gestaltungen der tierischen sowie der pflanzlichen Lebewesen für die von ihr geschaffenen neuen Begriffe hervorgebracht hat. Mit Hilfe dieses Schlüssels kann nunmehr jeder Zoologe, Botaniker, Arzt, Philosoph und Lehrer der Naturgeschichte die bezügliche hochinteressante Literatur dieses Gebietes mit vollem Verständnis lesen und ev. die allgemeinen Ergebnisse auf dem eigenen Arbeitsgebiete verwerten. Da zurzeit noch kein Lehrbuch oder Wörterbuch der Zoologie, Biologie, Physiologie und Medizin diese Begriffe und ihre Termini in annähernd zureichender Weise behandelt hat, so wird mit diesem an 1100 Termini umfassenden Werke (z. B. betreffen 70 allein die für die Chirurgie und Orthopädie wichtigen Knochen, Knorpel und Bänder) einem dringenden Bedürfnis abgeholfen. Die allgemeinsten wichtigsten Begriffe sind lehrbuchartig behandelt, so daß auch ein dem ganzen Gebiete noch Fernstehender unter Benutzung der im Vorwort gegebenen Führung sich leicht mit ihm vertraut machen kann. Das Buch wird das Verständnis für diese wichtige Forschung in weite Kreise tragen.

Diesem Hefte liegt ein Prospekt von Wilhelm Engelmann, Verlagsbuchhandlung in Leipzig, bei über »Dannemann, Die Entwicklung der Naturwissenschaften«.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

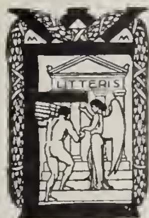
VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



NEUNTER BAND
DRITTES HEFT
MIT 26 TEXTFIGUREN UND 4 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 18. FEBRUAR 1913



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1913

Preis: M. 13.—.

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 3. Heftes.

In diesem Hefte befinden sich der Verlagsbericht 1912 der Verlagsbuchhandlung Wilhelm Engelmann in Leipzig, sowie Ankündigungen dieser Firma über »Plate, Vererbungslehre« und »Roux, Terminologie«.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

34. 8 (-

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



NEUNTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 21 TEXTFIGUREN UND 5 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 11. MÄRZ 1913



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1913

Preis: M. 16.—.

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 4. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



AMNH LIBRARY
100229679